

УДК 541.621.2 : 58

Н. Н. Каден и Ю. А. Урманцев

ИЗОМЕРИЯ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ.
II. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

N. N. KADEN AND U. A. URMANTZEV ISOMERY IN LIVE NATURE. II. RESULTS OF INVESTIGATIONS

Эта работа — результат экспериментальной проверки расчетов и выводов, сделанных одним из авторов (Урманцев, 1968, 1970). Естественно, здесь развиваются дальше представления об изомерии и симметрии в живой природе.

Методика

В качестве моделей биоизомерии были взяты чашечка (*Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit.), венчик и чашечка (*Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L.) и венчики цветков ряда видов, разводимых в Главном ботаническом саду АН СССР и произрастающих в Подмосковье. В работе в 1965—1968 гг., кроме авторов, приняли участие лаборантки ИФР АН СССР Л. П. Прибыткова, В. В. Кононова, И. В. Остроухова, мл. н. с. МГУ С. А. Смирнова, лаборантка кафедры высших растений Н. В. Кнорре, студенты биолого-почвенного факультета МГУ, проходившие в 1966 г. учебную практику I курса на агробиостанции в Чашниково Солнечногорского р-на Московской области, Т. М. Анапольская, Г. К. Аронова, Ж. А. Банникова, Н. Е. Иванова, Н. А. Березина, Н. В. Волкова, Р. Ж. Джимбаева, Л. Г. Иванова, Н. М. Каленик, Х. В. Касымова, Т. А. Келейникова, О. Л. Коленко, А. Л. Крючешникова, В. В. Ксенофонтова, Т. А. Лежанкина, Н. И. Маркушина, О. В. Матанова, З. А. Мукасеева, В. В. Паршинцев, М. Г. Сагдиева, А. Н. Смирнов, Л. В. Сорокин, К. Л. Тарасов, А. С. Тихомиров, Т. Ю. Чернобукова, Л. А. Юрганова и группа биофизиков под руководством доц. О. Н. Чистяковой. Разрешением включить работу по изучению изомерии цветков в качестве одного из заданий летней практики студентов I курса авторы обязаны проф. Л. В. Кудряшову. Авторы приносят им всем свою искреннюю благодарность.

Венчики (чашечки) цветков и бутонов просматривались изнутри с точки зрения наложения лепестков (чашелистиков) друг на друга. Если предыдущий лепесток накрывал последующий по ходу часовой стрелки, то ставился знак «+», в обратном случае — знак «-». Подсчетом плюсов и минусов, а также расположения одинаковых знаков рядом («цис») или через несколько противоположных («транс») устанавливался вид изомерии венчика (С-изомерии, от слова «сogolla» — венчик) и чашечки (К-изомерии, от слова «calyx» — чашечка). Цветки, у которых хотя бы один лепесток не налегал на соседний, в расчет не принимались. Исследованиями было охвачено 56 285 экз. цветков, принадлежащих 57 видам 26 семейств. Они имели 3-, 4-, 5-, 6-членные, обычно циклические венчики. Попытка изучить строение 6-членного венчика на примере *Lythrum salicaria* L. не увенчалась успехом, так как лепестки его не на-

кладываются друг на друга даже в бутоне (цветок актиноморфный!). Венчики *Naumburgia thyrsoiflora* (L.) Reichb. с шестью и *Trientalis europaea* L. с семью лепестками нельзя было исследовать, так как работа проводилась в середине лета.

Результаты наблюдений

Они сведены в табл. 1. Изученные виды расположены по семействам отдельно для 3-, 4-, 5-, 6-членных венчиков; против каждого вида даны частоты встречаемости — в абсолютных единицах (n) и в процентах (%); Σ — общее число изомеров, ПВФ — полностью веерообразные формы вида $m+$, $0-$; $m-$, $0+$ ($m=3, 4, 5, 6$); P — вероятность достоверности различия распределения соответствующих двух форм от гипотетического 50%-го их распределения.

Величина « P » вычислялась следующим образом. Например, среди 1904 исследованных венчиков *Ranunculus acris* L. было обнаружено 52 ($5+$, $0-$) и 45 ($5-$, $0+$) изомеров. Противоречит ли такое распределение частот этих изомеров гипотезе о равновероятной, 50%-й, их встречаемости? Для ответа на данный вопрос мы использовали ϕ -преобразование Фишера с последующим использованием u -критерия (аргумента нормального распределения). Находим $p_1 = \frac{52}{(52+45)} \cdot 100 = 53.6\%$, затем по таблице Фишера (см., например, в книге Урбах, 1964, табл. 7 Приложений) величину ϕ_1 , которая для $P=53.6\%$ равна $\phi_1=1.643$. Для гипотетической же $p_0=50\%$, $\phi_0=1.571$. И по формуле

$$u = (\phi_1 - \phi_0) \sqrt{m}$$

определяем величину u . В данном случае

$$u = (1.643 - 1.571) \cdot \sqrt{97} = 0.072 \cdot 9.849 = 0.709128 \approx 0.71.$$

По табл. 1 Приложений (Урбах, 1964) имеем: при $u \approx 0.71$, $P \approx 52.23\%$, т. е. должна быть принята гипотеза о равновероятном распределении $5+$, $0-$ и $5-$, $0+$ форм венчика *R. acris* L. Что же касается различия доли полностью веерообразных, т. е. $5\pm$, $0\mp$ форм от всех остальных, то для этого случая:

$$P = 97 \cdot 100 / 1904 = 5.09\%, \quad \phi_1 = 0.456, \quad u = (1.571 - 0.456) \cdot \sqrt{1904} = 48.65,$$

$P \approx 100\%$ и различие встречаемости полностью веерообразных форм от всех остальных и их совместного распределения от 50%-го абсолютно достоверно. Аналогичным образом вычислены P и для остальных случаев. Заметим, что различие мы считали значимым, если $P \geq 95\%$.

Жирным шрифтом мы выделяли наиболее часто встречающиеся, а знаком \blacktriangle — изомеры, изображенные в виде диаграмм Эйхлером (Eichler, 1875, 1878).

Изучение полученных данных позволило сделать интересные заключения по встречаемости изомеров, отражению строения цветков диаграммами, симметрии цветков.

C-, K-изомерия, встречаемость изомеров

Данные по встречаемости приведены в табл. 1—3. Они полностью подтверждают теоретические выводы (Урманцев, 1968) о возможности существования для любых объектов, в данном случае венчиков и чашечек, диссимметрической, недиссимметрической, комбинированной изомерий. Помимо этого, табл. 2 доказывает существование явления многообразия, или полиморфизма изомерий венчиков, возникшего вследствие изменения состава переставляемых элементов (числа

Изомерия венчиков цветков у различных видов ($m=3 \div 6$)

Семейство	Вид	Показатели	Изомер								Σ	ПВФ
			$m+$, 0-	$m-$, 0+	$(m-1)+$, 1-	$(m-1)-$, 1+	цис-		транс-			
							$(m-2)+$, 2-	$(m-2)-$, 2+	$(m-2)+$, 2-	$(m-2)-$, 2+		
Alismaceae	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	n P, %	90▲ 25.2	86 24.1	95 26.7	85 24.0	—	—	—	—	356 100	176 49.3
		n P, %	13 12.6	7 6.8	45▲ 43.7	38 36.9	—	—	—	—	103 100	20 19.4
		n P, %	34 10.6	33 10.3	125▲ 38.9	129 40.2	—	—	—	—	321 100	67 20.9
Butomaceae	<i>Butomus umbellatus</i> L.	n P, %	10.6 10.34	10.3	38.9 4.78	40.2	—	—	—	—	100	100
		n P, %	16 4.4	17 4.5	85 23.2	95 26.1	—	—	—	—	366 100	33 8.9
		n P, %	29 5.3	85 15.3	112 20.2	111 20.0	—	—	—	—	554 100	114 20.6
Brassicaceae	<i>Hesperis matronalis</i> L.	n P, %	16 4.4	17 4.5	85 23.2	95 26.1	—	—	—	—	366 100	33 8.9
		n P, %	29 5.3	85 15.3	112 20.2	111 20.0	—	—	—	—	554 100	114 20.6
		n P, %	18 6.2	25 8.7	87 30.3	59 20.6	—	—	—	—	287 100	43 15
Hydrangeaceae	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	n P, %	18 6.2	25 8.7	87 30.3	59 20.6	—	—	—	—	287 100	43 15
		n P, %	0 0	1000▲ 100	0 0	0 0	—	—	—	—	1000 100	1000 100
		n P, %	0 0	100	0 0	0 0	—	—	—	—	1000 100	1000 100
Hydrangeaceae	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	n P, %	0 0	1000▲ 100	0 0	0 0	—	—	—	—	1000 100	1000 100
		n P, %	0 0	100	0 0	0 0	—	—	—	—	1000 100	1000 100
		n P, %	0 0	126▲ 97.7	0 0	1 0.8	—	—	—	—	129 100	126 97.7
Hydrangeaceae	<i>Ph. microphyllus</i> Gray	n P, %	0 0	126▲ 97.7	0 0	1 0.8	—	—	—	—	129 100	126 97.7
		n P, %	0 0	100	0 0	0 0	—	—	—	—	1000 100	1000 100
		n P, %	0 0	100	0 0	0 0	—	—	—	—	1000 100	1000 100

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показатели	Изомер										
			$m+$, 0-	$m-$, 0+	$(m-1)+$, $1+$	Цис-		транс-		Σ	ПВФ		
						$(m-2)+$, $2+$	$(m-2)-$, $2+$	$(m-2)+$, $2+$	$(m-2)-$, $2+$				
Onagraceae	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	n 0,0/0,0 P , %	77 56.6	0 100	41▲ 30.2	100	4 2.9	—	4 2.9	—	136 100	77 56.6	
	<i>E. montanum</i> L.	n 0,0/0,0 P , %	212 60.2	0 100	92▲ 26.1	100	8 2.3	—	8 2.3	—	352 100	212 60.2	
	<i>Chamaenerion angustifolium</i> Scop.	n 0,0/0,0 P , %	718 63.5	2 100	337▲ 29.9	100	9 0.8	—	27 2.4	—	1132 100	720 63.5	
	<i>Fuchsia</i> sp.	n 0,0/0,0 P , %	25▲ 12.5	175 100	0 0	—	0 0	—	0 0	—	200 100	200 100	
Ranunculaceae	<i>Helleborus purpurascens</i> Waldst. et Kit.	n 0,0/0,0 P , %	0 0	0 —	0 0	—	0 0	—	135 55.1	110▲ 44.9	245 100	0 0	
	<i>Anemone vitifolia</i> Buch.-Ham. ex DC.	n 0,0/0,0 P , %	0 0	0 —	0 0	—	0 0	—	52▲ 48.6	55 51.4	107 100	0 0	
	<i>Ranunculus acris</i> L.	n 0,0/0,0 P , %	52 2.7	45 2.4	283 14.9	75.80	256▲ 13.4	278 14.6	275 14.4	347 18.2	368 19.4	1904 100	97 5.1
	<i>R. repens</i> L.	n 0,0/0,0 P , %	16 3.7	20 4.7	68 15.8	28.86	63▲ 14.7	70 16.3	61 14.2	79 18.4	52 12.3	429 100	36 8.4
Rosaceae	<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	n 0,0/0,0 P , %	2 0.2	0 —	43 4.5	100	71 7.5	56,46	87 9.1	101 10.6	951 100	2 0.2	

Семейство	Вид	Показатели	Измер										Σ	ПВФ
			m+, 0-	m-, 0+	(m-1)+, 1-	(m-1)-, 1+	чис-		транс-		(m-2)+, 2+	(m-2)-, 2+		
							(m-2)+, 2-	(m-2)-, 2+	(m-2)+, 2-	(m-2)-, 2+				
Rosaceae	<i>Rosa</i> sp. sp.	n %, P, %	4 0.2	9 0.6	122 7.7	103 6.5	165 10.4	219 13.6	486 30.5	485	1593	13	0.8	
	<i>Potentilla anserina</i> L.	n %, P, %	2 0.2	7 0.8	54 6.2	100	148 17.0	184 21.0	182 20.8	196 22.5	873	9	1.0	
	<i>Geum rivale</i> L.	n %, P, %	137 3.2	100 2.3	706 16.4	625	672 15.6	614 14.2	698 16.2	757 17.6	4309	237	5.5	
Spiraeaceae	<i>Spiraea salicifolia</i> L.	n %, P, %	4 0.7	0	61 11.0	39 7.0	110 19.8	108	118 21.3	115 20.7	555	4	0.7	
	<i>Malus domestica</i> Borkh.	n %, P, %	26 2.4	19 1.7	176 15.9	176	170 15.4	144 13.0	189 17.1	205 18.6	1105	45	4.1	
Amygdalaceae	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	n %, P, %	2 0.9	0	19 9.0	16	26 12.3	45 21.2	53 25.0	51	212	2	0.9	
	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	n %, P, %	3 2.71	2 1.81	20 18.0	11	9 8.11	13 11.71	32 28.83	21	111	5	4.5	
Crassulaceae	<i>Kalanchoe blossfeldiana</i>	n %, P, %	100	0	0	0	0	0	0	0	100	100	100	
	<i>Saxifraga hypnoides</i> L.	n %, P, %	1 4.2	3 12.5	5 20.7	4	7 29.2	0	0	4	24	4	16.7	
			100	100	25.86	16.7	—	—	—	—	100	99.97	—	

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показа- тели	Изомер								Σ	ПВФ
			$m+$, $0-$	$m-, 0+$	$(m-1)+$, $(m-1)-$	Пис-		транс-		Σ		
						$(m-2)+$, $(m-2)-$	$(m-2)+$, $(m-2)-$	$(m-2)+$, $(m-2)-$	$(m-2)+$, $(m-2)-$			
Oxalidaceae	<i>Oxalis acetosella</i> L.	n P, % 21 47.7	16▲ 36.4	3 6.8	4 9.1	0 0	0 0	0 0	0 0	44 100	37 84.1	
	<i>Linum usitatissimum</i> L.	n P, % 625 46.2	622▲ 45.9	38 2.8	46 3.4	8 0.6	8 0.6	3 0.2	4 0.3	1354 100	1247 92.1	
Geraniaceae	<i>L. perenne</i> L.	n P, % 73 33.5	102▲ 46.8	19 8.7	11 5.1	6 2.7	2 0.9	1 0.5	4 1.8	218 100	175 80.3	
	<i>Geranium pratense</i> L.	n P, % 112 15.4	82▲ 11.2	120 16.5	140 19.2	10.7	70 9.6	70 9.6	57 7.8	729 100	194 26.6	
Malvaceae	<i>Geranium</i> sp.	n P, % 105 27.9	92▲ 24.4	69 18.4	53 14.1	18 4.8	11 2.9	19 5.1	9 2.4	376 100	197 52.3	
	<i>Alcea rosea</i> L.	n P, % 106▲ 57.6	71 38.6	3 1.64	1 0.54	1 0.54	1 0.54	1 0.54	0 0	184 100	177 96.2	
Caryophyllaceae	<i>Sidalcea candida</i> A. Gray	n P, % 14▲ 32.6	16 37.2	9 21.0	0 0	1 2.3	1 2.3	1 2.3	1 2.3	43 100	28 69.8	
	<i>Stellaria holostea</i> L.	n P, % 57 4.7	72▲ 5.9	199 16.4	205 16.9	187 15.4	215 17.7	137 11.3	141 11.7	1213 100	129 10.6	
	<i>Lychnis</i> sp.	n P, % 124 78.0	28▲ 17.6	4 2.5	2 1.3	1 0.6	0 0	0 0	0 0	159 100	152 96.6	

Семейство	Вид	Показатели	Измер						Σ	ПВФ	
			$n_{+}, 0-$	$m-, 0+$	$(m-1)_{+}, (m-1)_{-}$	чис-		транс-			
						$(m-2)_{+}, (m-2)_{-}$	$(m-2)_{+}, (m-2)_{-}$	$(m-2)_{+}, (m-2)_{-}$			$(m-2)_{+}, (m-2)_{-}$
Caryophyllaceae	<i>Saponaria officinalis</i> L.	n %, P, %	280▲ 96.5	0	9 3.1	0 0	1 0.4	0 0	0 0	290 100	280 96.5
	<i>Dianthus deltoides</i> L.	n %, P, %	1000▲ 100	0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	1000 100	1000 100
	<i>D. plumarius</i> L.	n %, P, %	1096▲ 85.2	1 0.08	145 14.3	1 0.08	15 1.2	18 1.4	5 3.9	1286 100	1097 85.2
Primulaceae	<i>Primula frondosa</i> Janka	n %, P, %	3 4.6	3 4.6	20 14.4	23 13.1	6 3.4	16▲ 9.1	28.4 37.59	476 100	6 3.2
	<i>Lysimachia nummularia</i> L.	n %, P, %	560▲ 98	0	40 4.8	0	1 0.2	0 0	0 0	571 100	560 98
	<i>L. vulgaris</i> L.	n %, P, %	308▲ 100	0	0 0	0	0 0	0 0	0 0	308 100	308 100
Plumbaginaceae	<i>Armeria alpina</i> Willd.	n %, P, %	30▲ 32.2	0	30 32.2	6 6.5	5 5.4	2 2.2	13 14.0	93 100	30 32.2
	<i>A. vulgaris</i> Willd.	n %, P, %	224▲ 51.9	2 0.5	133 30.9	5 4.2	33 7.7	8 1.9	20 4.6	431 100	226 52.4
	<i>Plumbago capensis</i>	n %, P, %	53▲ 43.8	68 56.2	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	121 100	121 100
Aprocynaceae	<i>Allamanda cathartica</i> L.	n %, P, %	0 0	101▲ 100	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0	101 100	101 100

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Семейство	Вид	Показатели	Измер						Σ	ПВФ					
			m+, 0-	m-, 0+	(m-1)+, 1-	(m-1)-, 1+	чис-				транс-				
							(m-2)+, 2+	(m-2)-, 2+			(m-2)+, 2+	(m-2)-, 2+			
Polemoniaceae	<i>Polemonium coeruleum</i> L.	n P, % 80.8	983▲ 100	2 0.2	146 12.0	100	7 0.6	36 3.0	100	9 0.6	22 1.9	12 1.0	1217 100	100	985 81.0
	<i>Phlox drummondii</i> Hook.	n P, % 15000▲	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15000 100	100	15000 100
	<i>Ph. paniculata</i> L.	n P, % 10000▲	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10000 100	100	10000 100
Convolvulaceae	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	n P, % 408▲	100	1	0	0	0	0	0	0	0	0	409 100	100	409 100
Hydrophyllaceae	<i>Phacelia tanacetifolia</i> Bernh.	n P, % 99.8	0	1▲ 0.3	41 3.2	31.08	43 3.8	17 4.9	48 5.2	12.71	154 44.6	131 38.6	345 100	100	1 0.3
	<i>Nemophila menziesii</i> Hook. et Arn.	n P, % 0	0	32 100	0	0	0	0	0	0	0	0	32 100	100	32 100
	<i>N. maculata</i> Benth. ex Lindl.	n P, % 0	0	150 100	0	0	0	0	0	0	0	0	150 100	100	150 100
Boraginaceae	<i>Myosotis palustris</i> L.	n P, % 360▲	100	0	2 0.6	0	0	0	0	0	0	0	362 100	100	360 99.4
		n P, % 99.4	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	362 100	100	360 99.4
		3+, 3-T	3+, 3-T'	4+, 2-Π 4-, 2+T	3+, 3-ΠΠ	5+, 1-	4+, 2-Π 4-, 2+T	3+, 3-Π	4+, 1-	4+, 1-	4+, 1-	5-, 1+3;- 2+Π	Σ		

m=6

n

Barbarts vulgaris L.

Barbartsaceae

12
5.522
0.87169▲
73.52
0.872
0.8725
10.91
0.441
0.44230
1000.44
0.44

ТАБЛИЦА 2

Примеры полиморфизма С-изомерий
(Вид, изомер, частота)

Показатели	Изомер											
<i>Helleborus purpurascens</i> Waldst. et Kit. (<i>Ranunculaceae</i>)												
Индекс	2+, 2-т	3+, 2-т	3-, 2+т	3+, 3-тт	3+, 3-т	3+, 3-тт	4+, 2-тт	4+, 3-т	Σ			
n	1	135	110▲	5	3	1	1	1	257			
%	0.39	52.5	42.9	1.95	1.17	0.39	0.39	0.39	100			
<i>Prunus domestica</i> L. (<i>Amygdalaceae</i>)												
Индекс	5+, 0-	3+, 2-т	3-, 2+т	3-, 2+ц	6+, 0-	5+, 1-	4+, 2-т	4-, 2+т	4-, 2+тт	3+, 3-т	3+, 3-тт	Σ
n	1	2	3▲	1	1	1	3	3	1	2	1	19
%	5.3	10.5	15.8	5.3	5.3	5.3	15.8	15.8	5.3	10.5	5.3	100
<i>Philadelphus lemoinei</i> Lemoine (<i>Hydrangeaceae</i>)												
Индекс	3-, 0+	4-, 0+	3-, 1+	5-, 0+	6-, 0+	5-, 1+	Σ					
n	21	1240▲	1	770	80	1	2113					
%	0.99	58.69	0.047	36.45	3.79	0.047	100					

лепестков). Например, для *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. обнаружены изомерии при числе чашелистиков 5 (их основное число, теоретически возможно существование 8, найдено 2 изомера); 6 (возможно 14, найдено 4); 4 (возможно 6, найден 1); 7 (может быть 20, найдена

ТАБЛИЦА 3

Комбинированная С-, К-изомерия
(Вид, изомер, частота)

Показатели	Изомер								
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L. (<i>Alismaceae</i>)									
Ч	2+, 1-	2+, 1+	2+, 1-	3-, 0+	2-, 1+	2+, 1-	3+, 0-	3-, 1+	Σ
В	2+, 1-	2-, 1+	3+, 0-	3-, 0+	2-, 1+	2+, 1-	3+, 0-	3-, 0+	
n	47	45	47	48	40	48	43	38	356
%	13.21	12.65	13.21	13.49	11.24	13.49	12.08	10.68	100
<i>Butomus umbellatus</i> L. (<i>Butomaceae</i>)									
Ч	3+, 0-	3+, 0-	2+, 1-	2-, 1+	3+, 0-	3-, 0+	2+, 1-	2-, 1+	Σ
В	3+, 0-	3-, 0+	2+, 1-	2-, 1+	3+, 0-	3-, 0+	2+, 1-	2-, 1+	
n	5	7	10	20	4	4	19	11	
%	1.81	2.53	3.62	7.23	1.45	1.45	6.86	3.98	
Ч	3+, 0-	3-, 0+	2+, 1-	2-, 1+	3+, 0-	3-, 0+	2+, 1-	2-, 1+	Σ
В	3+, 0-	3-, 0+	2+, 1-	2-, 1+	3+, 0-	3-, 0+	2+, 1-	2-, 1+	
n	11	7	35	35	12	11	43	43	277
%	3.98	2.53	12.64	12.64	4.34	3.98	15.53	15.53	100

1 форма). Разумеется, здесь вид статистики существенно зависит от объема выборки. Наверняка при большем ее объеме были бы обнаружены и другие изомеры. Заметим, что в общем случае явление полиморфизма изомерий данного объекта может возникнуть как при неизменном, так и при изменяющемся составе. Вследствие этого полиморфизм изомерий может быть нескольких родов.

Интересные заключения можно сделать из таблиц по встречаемости С-изомеров.

«Цис-транс-эффект»

Им мы называем факт встречаемости изомеров данного объекта преимущественно в виде цис- и транс-форм. Он хорошо прослеживается на представителях сравнительно примитивных семейств — *Ranunculaceae* и *Rosaceae*. Затем, по ходу эволюции, этот эффект сглаживается, пока совершенно или почти полностью не исчезает у семейств, наиболее продвинутых на эволюционном пути.

«Эффект веера»

Он заключается во встречаемости изомеров изучаемого объекта преимущественно (или только) в виде наиболее или полностью упорядоченных форм. Например, в случае пентамерных венчиков и чашечек такими являются частично или полностью веерообразные $4\pm$, $1\bar{+}$; $5\pm$, $0\bar{+}$ формы. В соответствии с цис-транс-эффектом на низших этапах развития растений эффект веера не проявляется, но он резко выявляется на высших ступенях эволюции.

«D, L-эффект»

Так мы называем явление неодинаковой встречаемости энантиоморфов в *D* (правой) или *L* (левой) или преимущественно в одной форме. На примере *C*- (и *K*)-изомерии (см. таблицы) мы находим все варианты встречаемости антиподов: 1) $\Sigma D = \Sigma L$, 2) $\Sigma D > \Sigma L$, 3) $\Sigma D < \Sigma L$. Однако при более внимательном анализе таблиц с этой точки зрения складывается впечатление, что вид встречаемости антиподов не случаен, он — функция эволюционного положения растений: на низших ступенях $\Sigma D \approx \Sigma L$, затем постепенно все чаще начинает встречаться одна из энантиоморфов, пока не останется только одна из них. И замечательно, что «+» формы (т. е. *D*) при этом представлены чаще, чем «-» (т. е. *L*). Так, на вершинах филогенетического дерева венчики растений, встречающихся в виде полностью ($4\pm$, $0\bar{+}$; $5\pm$, $0\bar{+}$) и частично ($3\pm$, $1\bar{+}$; $4\pm$, $1\bar{+}$) веерообразных форм, представлены, вообще говоря, больше «+» формами. Имеем для $4\pm$, $0\bar{+}$ — плюс-модификаций — 3, минус — 3; $3\pm$, $1\bar{+}$ — соответственно 3 и 0; для $5\pm$, $0\bar{+}$ — плюс модификаций — 16, минус — 3; $4\pm$, $1\bar{+}$ — соответственно 6 и 0; по всем значным состояниям — 28 и 6.

Общий вывод, намечающийся из анализа всех трех эффектов, — это вывод о статистической зависимости встречаемости *C*-изомеров растений от их систематического положения. Таким образом, возникает возможность предсказывать на основе знания низкого, среднего или высокого положения растения в системе возможные частоты встречаемости его *C*-изомеров, и, наоборот, получив данные о встречаемости, примерно судить о высоте систематического положения какого-либо вида.¹

Для представителей низкоорганизованных семейств характерны: 1) проявление цис-транс-эффекта, т. е. встречаемости изомеров прежде всего в виде цис- и транс-форм; 2) полное или почти полное отсутствие веерообразных форм; 3) чаще встречаются равенства типа $\Sigma D \approx \Sigma L$. Такими признаками отличаются сем. *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Spiraeaceae*, *Malaceae*, *Amygdalaceae*, *Brassicaceae*, а также *Alismaceae*, *Butomaceae*, *Commelinaceae* с трехчленным венчиком, хотя у них цис- и транс-формы невозможны.

¹ Естественно величины цис-, транс- и веера эффектов выражать в процентах от общего числа изомеров, что и сделано нами в приводимых таблицах. Величину же *D,L*-эффекта удобно выражать, по В. В. Алпатову, коэффициентом декстральности ($D_{ex} = \frac{\Sigma D}{\Sigma L + \Sigma D} \cdot 100$). Кроме того, если табл. 1 рассматривать как корреляционное поле, на ось ординат которого нанесены обозначения видов, абсцисс — обозначения изомеров, то нетрудно заметить сдвиг «центров тяжести» частотных характеристик изомеров данного вида, т. е. подчеркнутых цифр, справа налево.

Эти выводы вполне согласуются с известным положением морфологии и систематики растений о том, что примитивные формы имеют спиральное (или винтовое) расположение органов в цветке, в том числе лепестков, чашелистиков и листочков простого околоцветника, т. е. транс-расположение. Пример *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. очень характерен в этом отношении; даже при 4, 6 и 7 чашелистиках (табл. 2), нередко встречающимися у него наряду с типичными пятью, у него представлены исключительно транс-формы. То же самое мы встречаем и у *Anemone vitifolia* Buch.-Ham. ex DC.

Переход от спирального расположения лепестков к циклическому в сем. *Ranunculaceae* совершается постепенно. Поэтому у более высокоорганизованных представителей видов *Ranunculus* при сохранении максимума транс-форм наблюдается повышение числа более упорядоченных изомеров, в том числе и полностью веерообразных.

Для представителей высокоорганизованных семейств характерны: 1) полное или почти полное отсутствие цис- и транс-изомеров; 2) встречаемость прежде всего веерообразных венчиков; 3) неравенство типа $\Sigma D \geq \Sigma L$. Эти признаки наблюдаются у *Aprocynaceae*, *Convolvulaceae*, *Boraginaceae*.

Это находит свое объяснение в наличии на вершинах эволюционных ветвей спайнолепестных венчиков, возникших, по-видимому, из наиболее упорядоченных раздельнолепестных. Закручены они только или преимущественно в одну — правую (*Primulaceae*, *Polemoniaceae*, *Convolvulaceae*, *Boraginaceae*) или левую сторону (*Hydrophyllaceae*), чаще в правую.

Представители *Saxifragaceae*, *Geraniaceae*, *Linaceae*, *Malvaceae*, *Onagraceae*, занимающие менее высокое положение в системе, обнаруживают вполне естественные для них переходные распределения частот *S*-изомеров, т. е. уменьшение числа цис- и транс-форм и увеличение числа веерообразных венчиков. Отдельные примеры противоречий могут быть объяснены эволюцией внутри семейств и порядков. Так, в сем. *Caryophyllaceae* *Stellaria holostea* L. из более примитивного подсем. *Alsinoideae* отличается от *Dianthus deltoides* L., *Saponaria officinalis* L. признаками менее высокой организации и симметрии. *Philadelphus coronarius* L., ранее относившийся к сем. *Saxifragaceae*, а теперь не только выделенный в *Hydrangeaceae*, но и отнесенный в его составе к другому порядку, отличается от *Saxifraga* упорядоченным венчиком. По-видимому, исключительная встречаемость формы 5+, 0— у *Kalanchoe* также объясняется тем, что этот род принадлежит к более высокоорганизованному подсемейству довольно примитивных *Crassulaceae*.

Гораздо труднее объяснить довольно примитивное строение цветков с точки зрения симметрии у таких видов, как *Primula frondosa* Janka (*Primulaceae*) и особенно *Phacelia tanacetifolia* Bernh. Сем. *Hydrophyllaceae* «занимает в некоторых отношениях как бы промежуточное положение между *Polemoniaceae* и *Boraginaceae*» (А. Л. Тахтаджян, 1966: 427), а изученные нами представители этих двух семейств характеризуются исключительно (*Phlox*) или преимущественно (*Polemonium*, *Myosotis*) венчиком типа 5+, 0—.

Ответы на эти вопросы могут дать только новые исследования, захватывающие гораздо большее число видов одного семейства, чем это удалось сделать нам.

С-, К-изомерия и диаграммы цветков

Каждая наука — будь то химия, кристаллография или физика — рано или поздно сталкиваются с изомерией, а шире с поли- и изоморфизмом своих объектов. Это обстоятельство со временем, после известного «лаг-периода», заставляет ученых отказаться от мысли изображать строение изучаемого объекта только посредством одной какой-либо структуры. В целях наиболее полного его познания они из-за его полиморфизма начинают привлекать множество теоретически мыслимых и реально на-

ходимых структур и в случае расхождения числа тех и других искать его причины. Обычно глубокое проникновение в рассматриваемом направлении заканчивается построением различных теорий «устойчивости», например, термодинамической, удачно объясняющих и позволяющих теоретически вывести реальную картину распределения частот отдельных полиморфических модификаций. Биология в этом отношении не составляет исключения. Нечто подобное, например, мы переживаем сейчас при изучении строения цветков растений.

Известно, что Эйхлер (Eichler, 1875, 1878) дал многочисленные плоские (и в этом их недостаток; они могут исказить истинную симметрию цветка) диаграммы для цветков многих родов подавляющего большинства семейств покрытосеменных растений. Сегодня, оценивая ретроспективно его труды, мы должны признать огромную важность введения в практику диаграмм цветков. С тех пор эти диаграммы с небольшими изменениями и дополнениями перепечатываются в специальных работах по морфологии и систематике отдельных групп, в учебниках и руководствах.

Однако, как показывает статистическое изучение строения венчиков ряда видов, материал, использованный Эйхлером для изготовления срезов бутонов, зарисовок и гравирования, нередко оказывался случайным. Так, для пятичленного циклического венчика теоретически возможны восемь различных форм взаимного расположения лепестков, и у многих видов растений они существуют фактически, обычно в неодинаковом числе (табл. 1). Эйхлер же дает всегда одну диаграмму для рода, которая в таком случае отражает строение только одной из имеющихся форм венчика, притом далеко не всегда наиболее часто встречающейся в природе. В этом можно убедиться при просмотре табл. 1, где ▲ отмечены изомеры, которые изображены на диаграмме Эйхлером.

Если для *Polemonium*, *Myosotis*, *Convolvulus*, *Lysimachia*, *Armeria*, *Rosa*, *Saponaria* изображения у Эйхлера отражают наиболее часто встречающуюся форму, видимо благодаря резкому преобладанию ее, то для *Phacelia*, *Primula*, *Ranunculus*, *Geum*, *Spiraea*, *Malus*, *Saxifraga*, *Geranium*, *Stellaria* на диаграмме показано расположение лепестков, встреченное лишь в 0.3—24.4% случаев, т. е. совершенно случайное. Интересно, что венчики всех исследованных цветков двух видов *Nemophila* построены по типу «5+, 0—», т. е. являются L-веерообразными. Несмотря на это, Эйхлер (Eichler, 1875:195, f. 114B) указывает, что для этого рода годится диаграмма *Hydrolea spinosa* с венчиком типа «3—, 2+ транс», не встреченного нами ни разу среди 182 изученных цветков *Nemophila*.

Если для таких родов, как *Phlox*, *Allamanda*, *Lysimachia*, *Dianthus*, *Myosotis*, *Convolvulus*, *Saponaria*, у которых встречается только или почти только одна форма венчика, одна диаграмма дает достаточное представление о строении цветка, то для родов, имеющих все или почти все возможные типы взаимного расположения лепестков, полное представление о строении цветка может дать лишь набор объемных диаграмм. Правда, необходимо отметить, что сам Эйхлер не придавал своим диаграммам столь абсолютного значения, как это склонны делать многие авторы учебников и руководств, воспроизводящие его рисунки без комментариев, как единственно правильные для данного рода или семейства. Во многих местах своего труда Эйхлер (Eichler, 1875, 1878) справедливо отмечает: «почкосложение открытое, черепитчатое или свернутое» (1875:99, *Alisma*); «само накрывание варьирует» (1878:203, *Brassicaceae*); «варьирующе черепитчатое, при этом часто в 2/5, продолжающее спираль чашечки» (1878:501, *Rosa*); «накрывание венчика варьирующее, однако большей частью скрученное вправо» (1875:194, *Polemonium*) и т. д.

Важно заметить, что в действительности число возможных диаграмм должно быть значительно большим, если учесть одновременный полиморфизм, а следовательно и изомерию всех органов цветка. Это доказывают, например, цветки *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., с одной стороны, и данные табл. 2 — с другой.

В первом случае было обращено внимание как на раздельную, так и на совместную изомерию — чашечки и венчика (без учета поворотов их относительно друг друга, т. е. без учета поворотной, или тропоизомерии). Понятно, что при таких условиях число возможных изомеров P_{m_1, m_2} окологветника будет равно $P_{m_1, m_2} = P_{m_1} \times P_{m_2}$, где P_{m_1} и P_{m_2} — числа изомеров соответственно венчика при m_1 лепестках и чашечки при m_2 чашелистиках. В случае *A. plantago-aquatica* L. и *B. umbellatus* L. $m_1 = 3$, $m_2 = 3$ и $P_{3, 3} = P_3 \times P_3 = 4 \times 4 = 16$.

И в самом деле, именно такое число изомеров было обнаружено у *B. umbellatus* L. и в 2 раза меньше у *A. plantago-aquatica* L. (табл. 3).

В последнем случае исследование цветков этого вида затруднялось тремя обстоятельствами: 1) в раскрытых цветках лепестки расходились, не накрывали друг друга, поэтому изучению были подвергнуты бутоны; 2) в бутонах два лепестка часто не налегали, но загибались своими краями внутрь цветка; 3) бутоны *Alisma* мелки и просматривались под бинокулярным микроскопом. Вследствие этого почти все цветки и многие бутоны не включались в подсчеты, вследствие чего полученные данные неполны и статистически скорее всего недостоверны. Вполне возможно, что фактически существуют и остальные, пока не найденные типы взаимного расположения лепестков и чашелистиков и две остальные формы чашечки ($3 \pm, 0 \mp$).

Что касается табл. 2, то она указывает на новый источник возможного увеличения числа изомеров — полиморфизм, вызванный непостоянством числа лепестков. Особенно замечательны в этом отношении цветки *Philadelphus lemoinei* Lemoine. Мы обнаружили у него венчики при числе лепестков $m=3, 4$ (основная форма), 5, 6. Видно, что было бы совершенно необоснованно изображать на диаграмме этого растения венчик только модификации $4-, 0+$ (58.7%) и игнорировать форму $5-, 0+$ (36.4%). Здесь же обращает на себя внимание и встречаемость *C*-изомеров только в левых (минус) формах, что, возможно, связано с происхождением всех остальных из основной, $4-, 0+$ модификаций и с сохранением при этом, как бы в соответствии с известным принципом Кюри, знака диссимметрии.

Итак, в результате мы приходим к выводу о необходимости для всесторонней характеристики строения цветка множества теоретически мыслимых и реально находимых диаграмм. При этом, как и в случае химии, кристаллографии, физики, возникает вопрос о причинах расхождения в ряде случаев числа тех и других, а также численно различной встречаемости изомеров. Видимо, здесь нужно попытаться искать ответ на него в спасительной гипотезе о различной устойчивости *C*- и *K*-изомеров, в том числе по отношению к естественному отбору. Отсюда тотчас следует вывод о большей устойчивости более упорядоченных форм, потому что, как мы видим из табл. 1, по ходу эволюции шел постепенный отбор *C*-форм типа $m \pm, 0 \mp$ и $a \pm, b \mp$, где $a \gg b$. Но в чем природа этой устойчивости? Как, узнав ее сущность, вывести из нее причинно истинное распределение частот изомеров? Думается, что не последнюю роль при ответе на эти вопросы должны сыграть идеи термодинамики и теории информации.

Итак, на 56 285 экземплярах венчиков цветков растений, принадлежащих к 57 видам и 26 семействам, установлено существование: 1) явления полиморфизма изомерий; 2) трех эффектов — а) «цис-транс», б) «веера» и в) «*D, L*», заключающихся соответственно в фактах встречаемости изомеров данного вида растения только или преимущественно в виде цис- и транс-, преимущественно или полностью веерообразных, *D* и (или) *L* форм (т. е. $\Sigma D \neq \Sigma L$).

Для представителей низкоорганизованных семейств оказались характерными: 1) проявление цис-транс-эффекта, 2) полное или почти полное отсутствие эффекта веера, 3) чаще встречались равенства типа $\Sigma D \approx \Sigma L$.

Для представителей же высокоорганизованных семейств оказались характерны: 1) полное или почти полное отсутствие цис-транс-эффекта,

2) проявление эффекта веера и эффекта *D, L*. Представители менее высокоорганизованных семейств обнаруживают переходные или «средние» распределения частот изомеров венчика.

Доказано, что в общем случае полное представление о строении цветка может дать лишь набор объемных диаграмм (структур). Представление же о строении цветка, полученное лишь по единственной, к тому же плоской диаграмме Эйхлера, вследствие полиморфизма цветка часто может оказаться ошибочным.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — Урманцев Ю. А. (1968). Поли и изоморфизм в живой и неживой природе. *Вопр. филос.*, 12. — Урманцев Ю. А. (1970). Изомерия в живой природе. I. Теория. *Бот. журн.*, 55, 2. — Eichler A. W. (1875). *Blütendiagramme*. I. — Eichler A. W. (1878) *Blütendiagramme*. II.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова,
Институт физиологии растений
Академии наук СССР
им. К. А. Тимирязева,
Москва.

(Получено 12 XII 1969).

SUMMARY

The material for this investigation were 56285 corollas of flowers of plants belonging to 57 species and 26 families. As a result of these studies: (1) the existence of such principally new phenomenon as the polymorphism of isomery was established, (2) the following three effects were observed: (a) the cis-trans effect; (b) the «fan» effect and (c) the «D, L» effect, i. e. the occurrence exclusively or prevalently of cis- and transforms, virtually or perfectly fan-like forms and D- and/or L-forms respectively.

The following features proved to be characteristic of primitively organized forms: (1) a conspicuous cis-trans effect; (2) an entire or almost entire absence of the fan-effect; (3) the most frequent are the equalities of the ΣD - ΣL -type. As for the representatives of the highly organized families, they were characterized by the following features: (1) a perfect or almost absence of the cis-trans effect; (2) a pronounced fan-effect and D, L effect. Representatives of families with «medium» degrees of organization are characterized by transitional or «medium» distributions of frequencies of corollar isomers.

It is proved that in a general case a complete notion of the flower structure can be ensured only by a series of volumetric structural diagrams. The depiction of the flower structure by but a single Eichler's diagram (moreover, on a plane) is inadequate on account of the polymorphism of flowers.
