

УДК 591

ТЕОРИЯ ФИЛЛОТАКСИСА. I. ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ОБРАЗОВАНИЯ СПИРАЛЬНЫХ ФОРМ ОЧЕРЕДНОГО ФИЛЛОТАКСИСА

© 2001 г. А. Г. Малыгин

Институт биохимии им. А.Н. Баха РАН
117071 Москва, Ленинский просп., д. 33

Поступила в редакцию 24.02.00 г.

Окончательный вариант получен 22.01.01 г.

На основании аксиоматического подхода разработана геометрическая модель образования спиральных форм очередного филлотаксиса. Из модели следует, что в результате роста зачатков и перемещения их по окружностям цилиндрической поверхности зародыша при одновременном запрете на перемещение в направлении оси зародыша происходит повторяющийся переход тетрагональной упаковки зачатков в гексагональную и обратно. При этом последовательности зачатков образуют левые и правые спирали, число которых по окружности цилиндра соответствует смежным числам из ряда Фибоначчи. Показано, что левый и правый изомеры спиральных форм очередного филлотаксиса возникают в результате перехода образующейся на ранних стадиях развития неустойчивой симметричной структуры зародыша в левую или правую устойчивые структуры.

Ключевые слова: морфогенез, филлотаксис, структура, спиральные формы.

Формы расположения листьев или других органов вдоль оси побегов растений, которые характеризуются наличием одного органа в узлах побегов, относят к очередному филлотаксису. При этом в очередном филлотаксисе можно выделить двурядную и спиральные формы. В двурядной форме органы из соседних по оси побега узлов располагаются напротив друг друга так, что вся система характеризуется наличием одной плоскости симметрии, проходящей через эту ось. У растений с очередным спиральным филлотаксисом органы вдоль оси побега располагаются по спирали (Федоров и др., 1956). Спиральные формы очередного филлотаксиса наиболее распространены в растительном мире. В частности, такие спиральные формы характерны для дуба (*Quercus robur* L.), тополя (*Populus* L.), ольхи (*Alnus* Mill.), орешника (*Corylus avellana* L.), малины (*Rubus idaeus* L.), яблони (*Malus* Mill.), груши (*Pyrus* L.), подсолнуха (*Helianthus annuus* L.), капусты (*Brassica oleracea* L.), бутона розы (*Rosa* L.), соцветия-корзинки ромашки (*Matricaria* L.) и т.д. Спиральный филлотаксис характеризуется левой и правой генетическими спиралями – винтовыми линиями, последовательно соединяющими ближайшие вдоль оси стебля или побега органы растений. При этом линия, соединяющая органы с меньшим углом расхождения, выделяется как главная генетическая спираль. Двурядную форму можно рассматривать как предельный случай спиральной формы, у которой угол расхождения между смежными органами составляет 180°. С этим связано ее качест-

венное отличие, а именно: левая и правая генетические спирали у двурядной формы оказываются равноценными, и понятие главной генетической спирали к ней не применимо. Двурядная форма характерна для злаковых (Gramineae), вязовых (Ulmaceae), ирисовых (Iridaceae), амариллисовых (Amaryllidaceae) и ряда других растений.

Спиральные формы филлотаксиса подчиняются строгим числовым закономерностям (Урманцев, 1968). Наиболее явно эти закономерности проявляются в расположении семян у сложноцветных растений, которое повторяет спиральное размещение листьев на укороченной оси. Сущность этих закономерностей показана на развертке цилиндрической поверхности (рис. 1, а) осевого стержня (рис. 1, б) еловой шишки (рис. 1, в). Как видно из рисунка, соседствующие следы чешуй образуют три типа параллельных рядов, обвивающих с разным наклоном цилиндрическую поверхность стержня шишки. Эти ряды называются парастихами. Если через центр произвольного следа на развертке провести окружность цилиндра $00'$ и прямые, совпадающие с парастихами разного наклона (рис. 1, а), то последние образуют с линией окружности цилиндра $00'$ треугольники $0A0'$ и $0B0'$. Числа парастих одинакового наклона, пересекающих боковые стороны, совпадают со смежными членами ряда Фибоначчи: 1; 1; 2; 3; 5; 8; 13 и т.д. (Каждый последующий член этого ряда, как нетрудно заметить, образуется в результате сложения двух предыдущих.) Для слу-

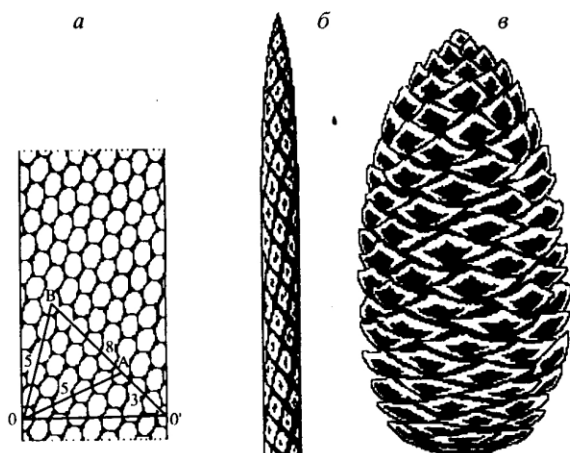


Рис. 1. Спиральный филлотаксис словой шишки: *a* – отпечаток развертки цилиндрической поверхности стержня, демонстрирующий структуру спиральной упаковки зачатков, промежуточную между структурами $3/5$ и $5/8$ в обозначениях рис. 3; *б* – осевой стержень, выточенный из еловой шишки, с явно выраженными спиралями парастих на цилиндрической поверхности; *в* – исходный вид еловой шишки с правой главной генетической спиралью.

чая, изображенного на рис. 1, *a*, это числа: 3 (сторона $O'A$), 5 (стороны $O'A$ и $O'B$) и 8 (сторона $O'B$).

Природу числовых закономерностей при спиральном филлотаксисе ученые выясняют уже более четырехсот лет. Среди современных исследователей этой проблемы наиболее известны Жан (Jean, 1994) и Адлер (Adler, 1974, 1975, 1977). Однако, несмотря на успехи, достигнутые в моделировании спирального филлотаксиса, удовлетворительное объяснение математических закономерностей филлотаксиса (включая неспиральные формы) с единых теоретических позиций до сих пор отсутствует. С другой стороны, необычность и загадочность этих закономерностей пробуждает надежду, что их рациональное истолкование может послужить ключевым элементом в разработке общей теории морфогенеза растений.

Цель предлагаемой серии статей (начало см.: Малыгин, 1998) в том, чтобы, используя некоторые идеальные представления о структуре зародышей растений, объяснить происхождение числовых закономерностей спиральной формы очередного филлотаксиса, а затем применить их для объяснения образования более сложных спиральных и неспиральных форм филлотаксиса.

Очевидно, что самым убедительным способом объяснения числовых закономерностей очередного филлотаксиса было бы такое моделирование формирования спиральной структуры, в котором наглядно демонстрировалось бы появление новых членов ряда Фибоначчи путем

сложения двух предшествующих. Ниже показано, как используя аксиоматический подход, в основе которого лежат представления об абстрактном “зачатке” и “зародыше”, наделенных рядом идеальных свойств, может быть построена геометрическая модель, удовлетворяющая этому условию. Заметим, что используемые в статье понятия “зачаток” и “зародыш” лишь отчасти соответствуют принятым в ботанической литературе. В частности, под “зародышем” будут пониматься состоящие из зачатков структуры, предшествующие не только целому растению, но и его отдельным органам (почкам, листьям, центральным и боковым побегам, цветкам, плодам и т.д.).

Первое свойство, которым наделяется абстрактный зачаток, – это способность дробиться и формировать зародыш в виде цепочки зачатков, как показано на рис. 2, *a, б*. Это свойство хорошо согласуется с известным в физиологии растений фактом, когда на начальных стадиях развития зародыш колоса некоторых злаковых выглядит как составленная из отдельных метамеров цилиндрическая фигура. Метамеры имеют вид сжатых по вертикали шаров (Кулерман, 1969а, б; Потапов, 1969). Второе свойство состоит в том, что зачатки в результате роста пропорционально увеличивают свои размеры во времени; третье – в том, что зачатки в зародыше при увеличении своих размеров ограничены в перемещении по направлению оси цилиндра. Не обсуждая природу этого ограничения, примем его как свойство, изначально присущее растительным зародышам. Опираясь на сформулированные свойства как на аксиомы, покажем, что один из способов разрешения противоречия между увеличением размеров зачатков и запретом на их перемещение в направлении оси зародыша приводит к структурам размещения зачатков в зародыше, описываемым числовыми закономерностями спиральных форм очередного филлотаксиса.

Схема рассуждений следующая. Каждому зачатку на рис. 2 соответствует определенный уровень. Уровни обозначены горизонтальными штриховыми линиями. Если зачатки в процессе роста стремятся сохранить шаровидную форму, то при запрете на смещение в направлении оси зародыша они будут вынуждены перемещаться в плоскости своего уровня, перпендикулярной оси зародыша. В результате увеличения размера зачатков вертикальная линейная структура зародыша становится неустойчивой. Это выразится в том, что смещение зачатка на любом уровне в сторону от оси, как это видно из рис. 2, *б, в*, будет способствовать смещению зачатков на смежных уровнях в противоположную сторону. Для определенности на рис. 2, *в–д* показано смещение четных зачатков влево, а нечетных – вправо.

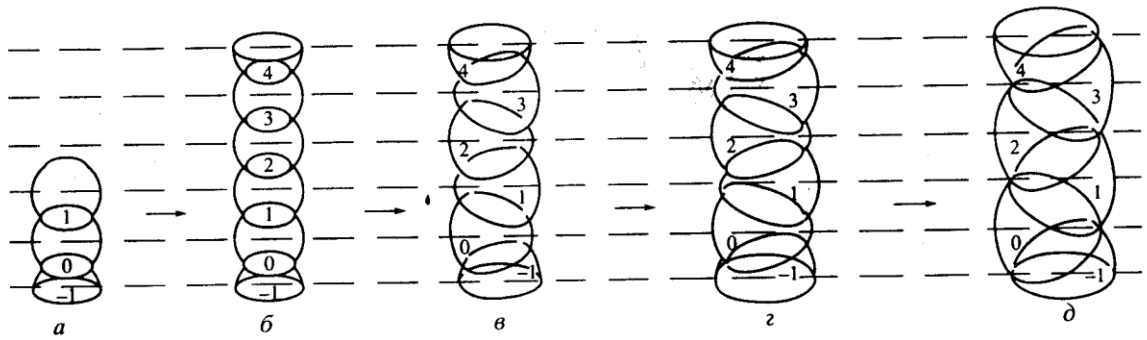


Рис. 2. Объемное изображение начальных стадий развития гипотетического зародыша, составленного из шаровидных зачатков (объяснения см. в тексте).

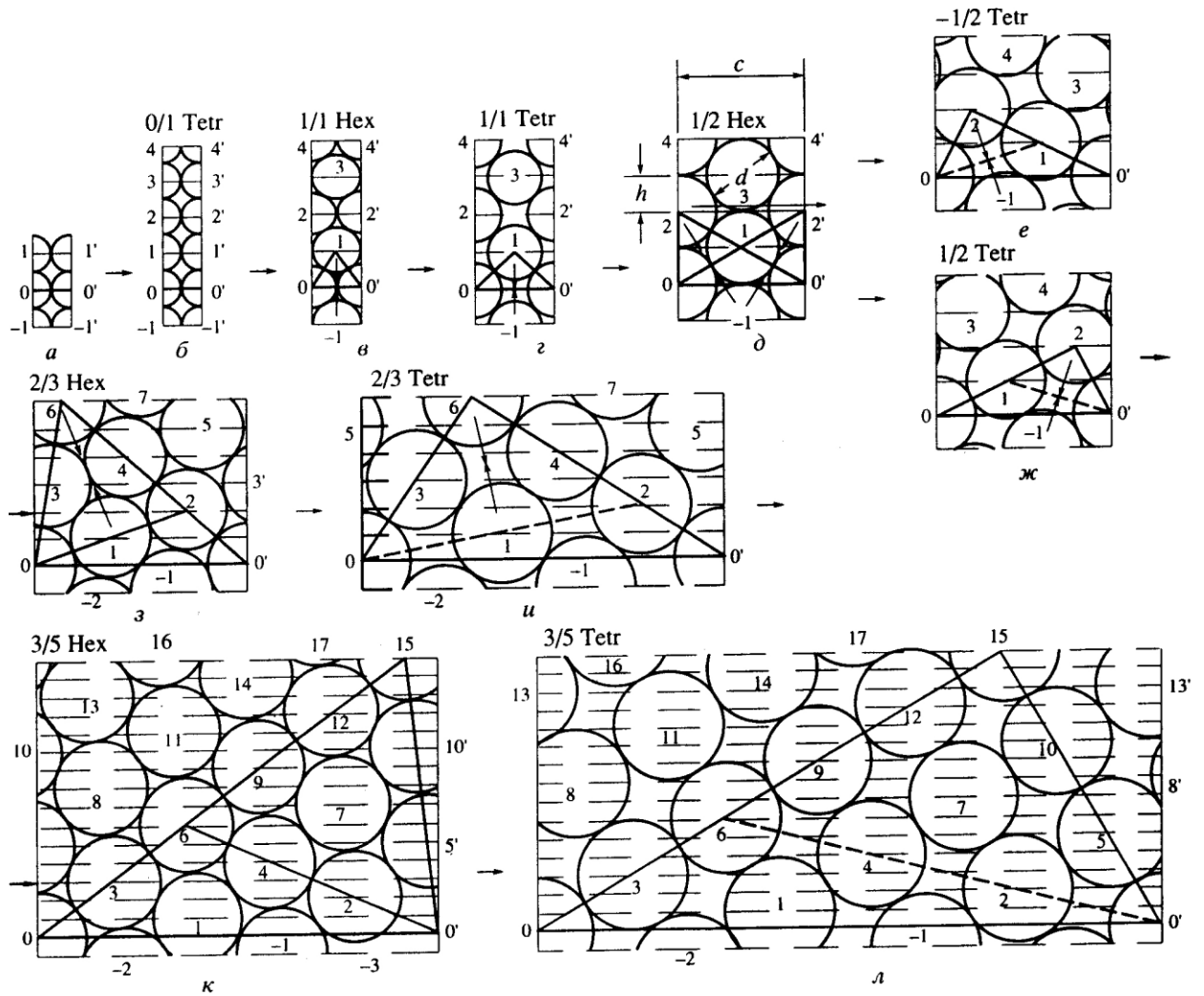


Рис. 3. Схема развития спиральных форм очередного филлотаксиса, представленная в виде последовательности разверток боковой цилиндрической поверхности растущего зародыша. Стрелки на развертках указывают направления сближения зачатков при горизонтальном перемещении в результате увеличения их размеров и запрета на перемещение в направлении оси зародыша (объяснения см. в тексте).

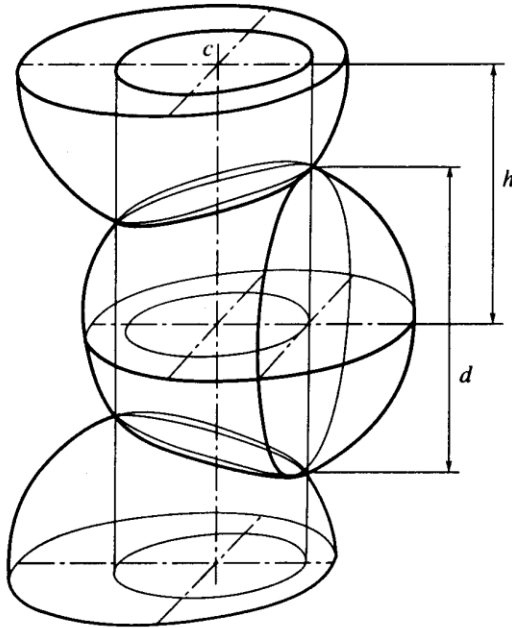


Рис. 4. Детальная схема взаимопересечения шаровидных зачатков в зародышах (рис. 2); c – окружность цилиндра, соответствующая ширине разверток на рис. 3; d – диаметр наибольшего круга, отсекаемого от шара плоскостью, касательной к цилиндрической поверхности, соответствующий диаметрам кругов, обозначающих зачатки на развертках рис. 3; h – расстояние между соседними уровнями, на которых размещаются шарообразные зачатки и обозначающие их круги на развертках рис. 3.

Чтобы избежать трудностей, связанных с рассмотрением усложнения структуры зародыша в пространстве в результате дальнейшего роста зачатков, воспользуемся для анализа плоскими графическими схемами, адекватно отражающими происходящие изменения. Для этого зачатки представим в виде кругов, центр каждого из которых лежит на одном из уровней развертки боковой поверхности цилиндра, обозначенных штриховыми горизонтальными линиями, как показано на рис. 3.

На рис. 2 показаны структурные особенности соединения зачатков в зародыше. Последовательность объемных структур на рис. 2 соответствует последовательности плоских структур на рис. 3, $a-d$. На рис. 3, a, b увеличение количества кругов отражает увеличение количества зачатков путем их дробления. Левый и правый края разверток возникают в результате разреза боковой поверхности цилиндров по ее образующей. Круги, представленные на левом и правом края разверток соответственно своими правыми и левыми половинами, обозначены одинаковыми номерами. При этом номера половин на правом крае развертки помечены штрихом.

На рис. 3, $b-d$ в результате увеличения диаметра кругов их горизонтального смещения центры кругов распределяются между двумя диаметрально противоположными образующими цилиндра; для определенности центры четных кругов размещены на образующей, совпадающей с линией разреза боковой поверхности цилиндра, а центры нечетных кругов – на образующей, проходящей через середину этой поверхности.

Количественные соотношения между шарообразными зачатками и их представлениями в виде плоских кругов следуют из сравнения рис. 3 и 4. В частности, видно, что ширина разверток c определяется длиной окружности цилиндра, вписанного в горизонтальные эллиптические проекции окружностей, образуемых взаимопересечением шаров. Диаметр кругов d определяется диаметром наибольшего круга, отсекаемого от шара плоскостью, касательной к боковой поверхности цилиндра. Расстояние между обозначенными штриховыми линиями уровнями h определяется расстоянием между горизонтальными плоскостями, на которых лежат центры двух последовательно пронумерованных шаров.

Покажем, что в результате увеличения диаметра кругов их упаковка на поверхности цилиндра в конечном счете примет форму спиральных структур, число наблюдаемых парастих в которых будет увеличиваться согласно правилу вычисления очередных членов ряда Фибоначчи как суммы двух предыдущих. Для этого воспользуемся нумерацией кругов на рис. 3.

Чтобы смоделировать процесс формирования спиральных структур, рассмотрим изменение треугольника $0\ 0' 1$ на развертках цилиндра (рис. 3, $b-d$) в процессе роста диаметра кругов при сохранении неизменным расстояния h между уровнями. Нетрудно видеть, что основанием этого треугольника служит длина окружности цилиндра, а его боковые стороны образованы парастихами, составленными из контактирующих кругов. В дальнейшем треугольники с подобными признаками будем называть характеристическими, а парастихи, составленные контактирующими кругами, – контактными.

На рис. 3, b при плотной гексагональной упаковке кругов характеристический треугольник будет равносторонним. Поэтому соответствующую развертку можно кратко обозначить выражением $1/1\ N_{6h}$, в котором дробью выражено отношение боковых сторон треугольника, а буквенное сокращение N_{6h} указывает на гексагональную упаковку кругов в развертке.

На рис. 3, $c-d$ реализуется простейший случай, когда число контактных парастих в каждой из двух наблюдаемых групп равно единице. По расположению парастих на развертке нетрудно видеть, что они обвивают соответствующий ци-

линдр в противоположных направлениях по спирали. При этом парастиха, проходящая через точки $0\ 1\ 2'$ и т.д., будет правой генетической спиралью, а парастиха, проходящая через те же точки, но в другом порядке: $0'\ 1\ 2$ и т.д., – левой генетической спиралью. Как можно видеть, последовательность зачатков на генетических спиральях совпадает с исходной нумерацией зачатков в зародыше на рис. 2, б и 3, б.

Поскольку круги, составляющие контактные парастихи, контактируют друг с другом, то расстояния между центрами кругов равны их диаметрам. Отсюда нетрудно сделать вывод о том, что боковые стороны характеристических треугольников всегда относятся как целые числа.

Совпадающий с длиной окружности цилиндра диаметр круга на рис. 3, б можно рассматривать в качестве простейшей контактной парастихи, имеющей нулевой угол наклона к горизонтали. Эту горизонтальную парастиху можно рассматривать как вырожденный характеристический треугольник, одна из сторон которого равна нулю. Учитывая тетрагональный характер размещения кругов, развертку на рис. 3, б можно по аналогии с разверткой на рис. 3, в обозначить $0/1\ \text{Tetr}$.

Вызванное увеличением диаметра кругов увеличение ширины развертки при сохранении расстояния h между центрами кругов по высоте на рис. 3, в возможно лишь за счет разрыва контактов между противоположащими точками кругов на горизонтальной парастихе $0\ 0'$ (рис. 3, в, г). Последняя при этом превращается из контактной в бесконтактную.

В результате увеличения диаметра кругов и перехода гексагональной упаковки кругов (рис. 3, в, г) в тетрагональную характеристический треугольник превратится из равностороннего в прямоугольный равнобедренный. При этом тетрагональная упаковка на рис. 3, г будет повернута относительно тетрагональной упаковки на рис. 3, б на 45° . По аналогии с предыдущими развертку на рис. 3, г можно обозначить $1/1\ \text{Tetr}$, где дробь указывает на отношение сторон характеристического треугольника, а сокращение Tetr – на правильную тетрагональную упаковку кругов на развертке.

Далее таким же образом тетрагональная упаковка на рис. 3, г снова перейдет на рис. 3, д в правильную гексагональную, в то время как угол равнобедренного характеристического треугольника $0\ 1\ 0'$, противолежащий основанию, вырастет с 90° до 120° . В результате полученная правильная гексагональная упаковка кругов окажется повернутой в плоскости развертки относительно исходной (рис. 3, в) на 90° . При этом наряду с двумя наклоненными в разные стороны контактными парастихами появляется группа из двух новых контактных парастих, которые благодаря ортогональному положению к ли-

нии окружности цилиндра можно именовать ортостихами. При этом одна ортостиха совпадает с боковыми краями развертки и проходит через точки $0\ 2\ 4$ и т.д. и $0'\ 2'\ 4'$ и т.д., в то время как другая проходит через центральные круги развертки $-1; 1; 3$ и т.д.

Построим на каждой из боковых сторон равнобедренного характеристического треугольника $0\ 1\ 0'$ (рис. 3, б) по равноугольному треугольнику $0\ 2\ 1$ и $0'\ 1\ 2'$. Нетрудно видеть, что в комбинации с исходным равнобедренным треугольником они образуют два равных зеркально симметричных прямоугольных треугольника $0\ 2'\ 0'$ и $0\ 2\ 0'$. Благодаря правильности гексагональной упаковки стороны двух вновь полученных треугольников будут совмещаться с боковой контактной ортостихой и соответственно контактными парастихами, совпадающими с левой или правой генетическими спиралью. Следовательно, эти новые треугольники будут характеристическими. Ввиду равносторонности треугольников меньшая боковая сторона $0\ 2$ новых характеристических треугольников равна боковой стороне $0\ 1$ исходного равнобедренного треугольника, а их большая сторона $0'\ 2$ может быть вычислена как сумма двух боковых сторон $0\ 1$ и $0'\ 1$ того же треугольника. Поскольку боковые стороны треугольников лежат на контактных парастихах, то их длины могут быть измерены целым числом диаметров кругов. Нетрудно видеть, что длина меньшей боковой стороны нового характеристического треугольника будет равна одному диаметру, в то время как длина его большей боковой стороны будет составлена двумя диаметрами, т.е. будет выражаться суммой: $d + d = 2d$, где d – диаметр круга. Исходя из описанных свойств новых характеристических треугольников, развертка на рис. 3, д может быть обозначена $1/2\ \text{Hex}$.

Как видно по структурам разверток от $1/1\ \text{Hex}$ до $1/2\ \text{Hex}$ (рис. 3, в–д), четные зачатки соответствующих зародышей будут повернуты по окружности цилиндра относительно нечетных на 180° . Ввиду этого все зачатки оказываются расположенными в одной вертикальной плоскости, которая является единственной плоскостью симметрии зародышей. Это значит, что рассматриваемые зародыши соответствуют двурядному филлотаксису. Учитывая приведенные выше значения углов в характеристических треугольниках на рис. 3, б–д, нетрудно показать, что соответствующая ширине разверток окружность цилиндра c и диаметр кругов d выражаются через расстояние между уровнями h . В частности, для рис. 3, б: $c = h$, $d = h$; для рис. 3, в: $c = 2h/\sqrt{3}$, $d = 2h/\sqrt{3}$, для рис. 3, г: $c = 2h$, $d = h\sqrt{2}$ и для рис. 3, д: $c = 2h\sqrt{3}$, $d = 2h$. Приведенные параметры однозначно определяют диаметр шаровидных зачатков и окружностей их взаимопересечения, а также величину горизон-

тального смещения зачатков относительно друг друга на рис. 4.

Как видно на рис. 3, д, дальнейшее увеличение диаметра кругов на развертке и соответствующее увеличение ширины развертки за счет встречного сближения кругов по вертикали на этой стадии развития исчерпывается. Последующее развитие структуры может происходить лишь в результате разрыва контактов между кругами, лежащими на одной из двух наклонных парастих.

Как показано на рис. 3, е, ж, разрыв контактов на одной из двух парастих приводит к утере ими равноценности и, соответственно, равноценности совпадающих с ними генетических спиралей. При этом парастиха, которая сохранила свойство контактности и смежные зачатки на которой, следовательно, имеют минимальный угол расхождения по окружности цилиндра, приобретает статус главной генетической спирали.

Поскольку исходные парастихи равноценны и система находится в неустойчивом положении, то воздействие, определяющее выбор разрыва контактов на одной из двух парастих, может быть весьма слабым, т.е. на этой стадии возможно эффективное регуляторное воздействие извне на выбор знака главной генетической спирали зародыша.

Естественно, что потеря генетическими спиральями равноценности сопровождается утратой структурой зародыша плоскости симметрии и изменением его филлотаксиса с двурядного на очередной спиральный. Очевидно, что зародыши злаковых и других видов с двурядной формой филлотаксиса, упомянутые в начале статьи, не переходят стадии развития, представленной на рис. 3, д.

Рассмотрим подробнее, к чему приводит разрыв контактов в парастихе, проходящей через центры $0'12$ (рис. 3, д–ж). При этом совпадающая с противоположной парастихой и проходящая через центры $012'$ правая (положительная) генетическая спираль, согласно изложенному выше, превратится в главную генетическую спираль, а две ортостихи, проходящие через центры 024 и т.д. и 113 и т.д., потеряют свое вертикальное положение и превратятся в обычные контактные парастихи. В результате из двух характеристических треугольников, образованных пересечением парастих и ортостих в точках 2 и $2'$, на развертке останется только один, образованный пересечением наклонной парастихи и бывшей ортостихи в точке 2 . Выражая соразмерность сторон треугольника, а также тетрагональный характер упаковки кругов, развертку на рис. 2, ж можно обозначить как $1/2 \text{ Tetg}$.

В том случае, когда разрыв происходит в парастихе, проходящей через центры $012'$ (рис. 3, д, е), образуется тетрагональная упаковка кругов, зер-

кально симметричная описанной выше, с левой (отрицательной) генетической спиралью и зеркально-симметричным характеристическим треугольником, обозначенная $-1/2 \text{ Tetg}$.

Отметим, что правая (положительная) и левая (отрицательная) генетические спирали по своим пространственным характеристикам идентичны соответственно правой и левой винтовой резьбе в технике.

По мере увеличения диаметра кругов и, соответственно, ширины развертки тетрагональная упаковка вновь переходит в правильную гексагональную (рис. 3, з). В результате угол характеристического треугольника при вершине 2 будет равен 120° , и появляется третья группа контактных парастих. Если, как и в предыдущем случае, на большей боковой стороне характеристического треугольника построить равноугольный треугольник 062 , то комбинация его с характеристическим треугольником даст новый характеристический треугольник $060'$. При этом меньшая, левая, сторона нового характеристического треугольника будет образована парастихой из новой группы, а его большая, правая, сторона образуется в результате продолжения меньшей стороны предшествующего характеристического треугольника $060'$. Вследствие равносторонности равноугольного треугольника 062 меньшая сторона 06 нового характеристического треугольника будет равна большей стороне предшествующего, а ее большая сторона $0'6$ будет определяться как сумма большей и меньшей сторон предшествующего. Поскольку парастихи всех трех групп являются контактными, то длина большей стороны нового характеристического треугольника будет выражаться суммой: $d + 2d = 3d$. Поэтому развертка на рис. 3, з может быть обозначена $2/3 \text{ Hex}$.

Поскольку диаметр кругов и ширина развертки будут и дальше увеличиваться, то структура упаковки кругов будет продолжать изменяться. Так же, как и в предыдущем случае, это изменение возможно только в результате разрывов контактов между кругами на контактных парастихах. Однако в данном случае ситуация отличается тем, что несимметричность размещения групп контактных парастих на развертке однозначно определяет парастихи, на которых происходит разрыв контактов между кругами.

Учитывая, что парастихи каждой группы совмещаются или параллельны одной из сторон треугольника 026 , разрывы контактов на парастихах одной группы должны привести к увеличению соответствующей стороны этого треугольника по сравнению с остальными двумя и превращению его из равносторонного в равнобедренный с углом между двумя равными сторонами, превышающим 60° . Нетрудно заметить, что вызванное

одинаковым ростом всех зачатков перемещение вершин треугольника $0\ 2\ 6$ на своих уровнях может превратить этот треугольник из равнобедренного в равнобедренный только при разрыве контактов между зачатками на стороне $0\ 2$, имеющей минимальный угол наклона к горизонтали (рис. 3, з, и) и соответственно к возрастанию угла при вершине 6 , т.е. контакты между кругами будут разрываться на парастихе, совпадающей со стороной $0\ 2$, представляющей собой главную генетическую спираль. В то же время две другие группы парастих остаются контактными.

В результате увеличения диаметра кругов и разрыва контактов между ними на стороне $0\ 2$ упаковка снова проходит тетрагональную структуру (рис. 3, и) и возвращается к гексагональной (рис. 3, к) в ином виде. Построив равноугольный треугольник $6\ 15\ 0'$ на большей стороне предшествующего характеристического треугольника $0\ 6\ 0'$ (рис. 3, к), получаем новый характеристический треугольник $0\ 15\ 0'$ и находим новую группу контактных парастих с большим углом наклона к горизонтали, чем у предыдущих. При этом меньшая боковая сторона нового характеристического треугольника оказывается равной большей боковой стороне предшествующего, а его большая боковая сторона – равной сумме боковых сторон предшествующего и определяется суммой: $2d + 3d = 5d$. Соответственно, обозначение новой развертки будет $3/5\ Нех$.

Затем уже описанным способом гексагональная упаковка снова переходит в тетрагональную (рис. 3, л).

Процесс перехода от гексагональной структуры упаковки кругов к тетрагональной и снова возврат к гексагональной в результате роста диаметра кругов, в принципе, может повторяться до бесконечности. При этом очевидно, что правило построения нового характеристического треугольника и определение длины его большей стороны как суммы длин сторон предшествующего будет сохраняться неизменным. Нетрудно видеть, что это правило совпадает с рекуррентной формулой вычисления каждого очередного члена ряда Фибоначчи как суммы двух предыдущих: $a_{n+2} = a_n + a_{n+1}$, т.е. рассмотренная схема наглядно демонстрирует соответствие между механизмом формирования спиральной структуры размещения зачатков в зародыше и правилом вычисления членов ряда Фибоначчи.

Несложно также заметить, что число парастих, параллельных одной из боковых сторон характеристического треугольника, будет определяться числом межцентровых интервалов кругов на противоположной боковой стороне треугольника, т.е. количества парастих в группах разнонаправленных парастих будут определяться смежными числами ряда Фибоначчи.

Анализируя структуру разверток на рис. 3, можно заметить, что знак главной генетической спирали совпадает со знаком спиральных парастих, на которых лежат боковые стороны характеристических треугольников с числом межцентровых интервалов, выражающимся членом ряда Фибоначчи с нечетным номером. На практике это открывает возможность определять знак главной генетической спирали по знаку спирали парастих в том случае, когда главная генетическая спираль трудно наблюдаема.

Необходимо отметить, что при помощи рассмотренной схемы можно интерпретировать развитие зародышей не только с нулевым приростом расстояний между уровнями, но и всех тех зародышей, у которых прирост между уровнями осуществляется медленнее, чем в радиальных направлениях. Действительно, осевой прирост цилиндра и соответствующую компоненту его радиального прироста можно отнести за счет пропорционального роста объекта. Поскольку пропорциональный рост по всем направлениям сохраняет фигуру самоподобной, т.е. не изменяет ее форму, то при рассмотрении схемы на рис. 3 этот рост можно не учитывать. Вычитание пропорционального роста позволяет свести все случаи развития зародышей с преобладанием радиального роста над осевым к рассмотренному случаю нулевого осевого роста.

Нетрудно видеть, что спиральное расположение чешуй с еловой шишки, представленное на рис. 1, б и его развертке на рис. 1, а, будет соответствовать промежуточной стадии перехода зародыша из формы, характеризуемой разверткой $3/5\ Tetg$ (рис. 3, л), в форму, характеризуемую разверткой $5/8\ Нех$ (на рис. 3 не показана).

Если спиральная форма филлотаксиса у плодовых тел образуется при сохранении плотной упаковки зачатков, то наблюдаемое у взрослых растений спиральное листорасположение на стебле формируется в результате осевого растяжения плотной спиральной упаковки зачатков листьев в зародыше. Такое растяжение происходит тогда, когда осевой рост зародыша начинает опережать его рост в радиальном направлении. В этот момент происходит фиксация сформировавшейся ранее спиральной формы расположения зачатков, которая по мере превращения зачатков в листовые пластинки переходит в спиральную форму очередного филлотаксиса, наблюдаемого у растений, упоминаемых в начале статьи.

Напротив, такие соцветия дисковидной формы со спиральным филлотаксисом, как корзинки подсолнуха или ромашки, могут возникнуть в результате трансформации цилиндрического зародыша через коническую форму в дисковидную.

Таким образом, построенная на основании аксиоматического подхода геометрическая модель объясняет природу математических закономерностей, наблюдаемых у спиральных форм филлотаксиса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Куперман Ф.М.* Физиология развития роста и органогенеза пшеницы // Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1969а. Т. 4. 7–193.
- Куперман Ф.М.* Физиология устойчивости пшеницы // Там же. 1969б. С. 401–490.
- Малыгин А.Г.* Структурная теория филлотаксиса. I. Механизм образования спиральных структур очередного филлотаксиса // Биофизика. 1998. Т. 43. С. 335–342.

Потанов Н.Г. Минеральное питание пшеницы // Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1969. Т. 4. С. 242–292.

Урманцев Ю.А. Золотое сечение // Природа. 1968. № 11. С. 33–40.

Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 304 с.

Adler I. A model of contact pressure in phyllotaxis // J. Theor. Biol. 1974. V. 45. P.1–79.

Adler I. A model of space filling in phyllotaxis // Ibid. 1975. V. 53. P. 435–444.

Adler I. The consequences of contact pressure in phyllotaxis // Ibid. 1977. V. 65. P. 29–77.

Jean R.V. Phyllotaxis. Cambridge: University Press, 1994. 339 p.

Theory of Phyllotaxis. I. A Geometric Model for Helical Forms of Consecutive Phyllotaxis

A. G. Malygin

Bakh Institute of Biochemistry, Moscow, 117071 Russia

Abstract—We have developed a geometric model for helical forms of consecutive phyllotaxis on the basis of an axiomatic approach. It follows from the model that rudiment growth and the movement of the cylindrical rudiment surface in the absence of a displacement in the direction along the rudiment axis leads to a repeating transition of tetragonal packaging of the rudiment into hexagonal packaging and vice versa. Under these conditions, sequences of rudiments produce left-handed and right-handed helices, the number of which at the circumference of the cylinder corresponds to adjacent numbers of the Fibonacci series. We demonstrate that the left-handed and right-handed isomers of helical forms of the consecutive phyllotaxis appear as a result of the transition of an unstable symmetric structure of the embryo at early developmental stages into stable left-handed or right-handed structures.

Key words: morphogenesis, phyllotaxis, structure, helical forms.

Сдано в набор 01.06.2001 г.

Подписано к печати 16.08.2001 г.

Формат бумаги 60 × 88¹/₈

Офсетная печать

Усл. печ. л. 10.0

Усл. кр.-отт. 2.1 тыс.

Уч.-изд. л. 9.9

Бум. л. 5.0

Тираж 196 экз.

Зак. 2478

Свидетельство о регистрации № 0110200 от 4.02.93 г.

в Министерстве печати и информации Российской Федерации

Учредители: Российская академия наук, Отделение общей биологии РАН

Адрес издателя: 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

Отпечатано в ППП "Типография "Наука", 121099, Москва, Шубинский пер., 6

Налоговая льгота – общероссийский классификатор продукции ОК-005-93, том 2; 952 000 – журналы