

УДК 591

ТЕОРИЯ ФИЛЛОТАКСИСА. II. КРИСТАЛЛОГРАФИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ НИЗШИМИ И ВЫСШИМИ ФОРМАМИ ФИЛЛОТАКСИСА

© 2002 г. А. Г. Малыгин

Институт биохимии им. А.Н. Баха РАН
117071 Москва, Ленинский пр-т, д. 33
Центр "Биоинженерия" РАН
117312 Москва, пр-т 60-летия Октября, д. 7, к. 1
Поступила в редакцию 18.08.01 г.

Перекрестно-супротивные формы филлотаксиса определены как высшие по отношению к очередным, а мутовчатые – как высшие по отношению к перекрестно-супротивным. Показано, что различные формы филлотаксиса можно интерпретировать как результат вытягивания кристаллоподобных структур зародышей, образуемых плотной упаковкой зачатков. Проанализированы возможные механизмы формирования высших форм филлотаксиса из низших на основе развития гипотетических представлений о свойствах зачатков и зародышей растений. Показано, что высшие формы филлотаксиса можно рассматривать как результат аддитивного сложения низших. Теоретические выводы подтверждены примерами полиморфного филлотаксиса у растений одного и того же вида, а также фактами расщепления высших форм на соответствующие низшие в природе и в опыте. Теоретически предсказан и обнаружен в природе не описанный в литературе гексагонально-тетрагональный тип филлотаксиса. Рассмотрен механизм формирования кратных форм спирального филлотаксиса.

Ключевые слова: филлотаксис, перекрестно-супротивный, мутовчатый, плотная упаковка, полиморфизм, кристаллоподобная структура.

ТЕОРИЯ ОБРАЗОВАНИЯ ВЫСШИХ ФОРМ ФИЛЛОТАКСИСА

Растения, имеющие в узлах стебля или побегов по одному листу, относят к очередным формам филлотаксиса. При этом в очередных формах выделяют супротивную форму (двурядную), когда углы между листьями смежных узлов составляют 180° , и спиральные формы, когда эти углы составляют меньше 180° . Структурные свойства очередных форм подробно рассмотрены в предыдущей статье (Малыгин, 1998).

Случай филлотаксиса, когда в одном узле располагаются два листа, противостоящих друг другу на 180° , а пары листьев из смежных узлов развернуты относительно друг друга на 90° , называется накрест супротивным или перекрестно-супротивным филлотаксисом (Федоров и др., 1956). Перекрестно-супротивная форма имеет ось симметрии второго порядка и две проходящие через эту ось перпендикулярные друг другу плоскости симметрии. Перекрестно-супротивный филлотаксис характерен для клена (*Acer platanoides* L.), ясеня (*Fraxinus excelsior* L.) и сирени (*Syringa vulgaris* L.), конского каштана (*Aesculus hippocastanum* L.), крапивы (*Urtica urens* L.), конопли (*Cannabis sativa* L.), мяты (*Mentha arvensis* L.) и многих других растений.

У растений с мутовчатым филлотаксисом в одном узле располагаются три и большее число листьев. Эти листья делят окружность стебля на равные части. Мутовчатые формы имеют ось симметрии, порядок которой определяется числом листьев в мутовке, а также соответствующее число плоскостей симметрии. В случае размещения в узле трех листьев угол между соседними листьями составляет 120° , в случае четырех листьев – 90° , в случае пяти – 72° и так далее. При этом листья из смежных узлов смещены относительно друг друга на половину угла между соседними листьями в узле. В результате листья каждого узла оказываются расположенными в просветах между листьями верхнего и нижнего соседних узлов. Примерами мутовчатого филлотаксиса являются расположение листьев в узлах веток олеандра (*Nerium oleander* L.) или расположение побегов вокруг стебля хвоща (*Equisetum sylvaticum* L.).

Нетрудно видеть, что супротивные формы филлотаксиса можно рассматривать как высшие по отношению к очередным, поскольку они содержат два листа в узлах, а не один, как очередные. Мутовчатые формы в свою очередь являются высшими по отношению к супротивным, поскольку содержат в узлах (мутовках) больше двух листьев. При этом мутовчатые формы, содержа-

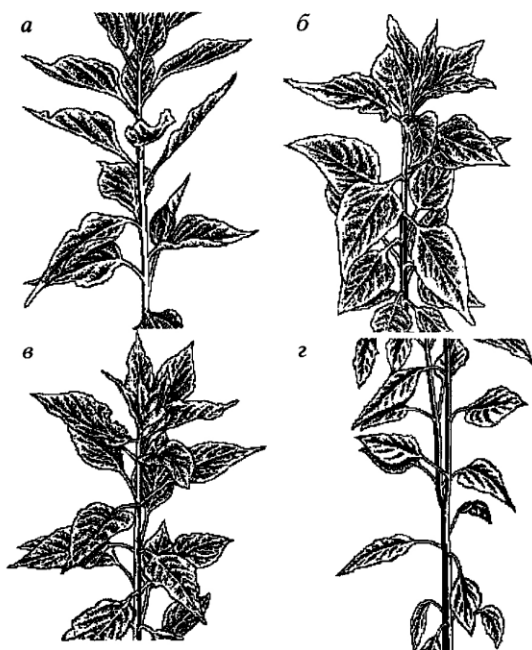


Рис. 1. Формы филлотаксиса топинамбура: *а* – очередная спиральная, *б* – перекрестно-супротивная, *в* – трехлистая мутовчатая, *г* – трехлистая мутовчатая у основания, расщепившаяся на перекрестно-супротивную (слева) и очередную спиральную (справа) формы. Обнаружены в деревне Комаровка Рязанской области.

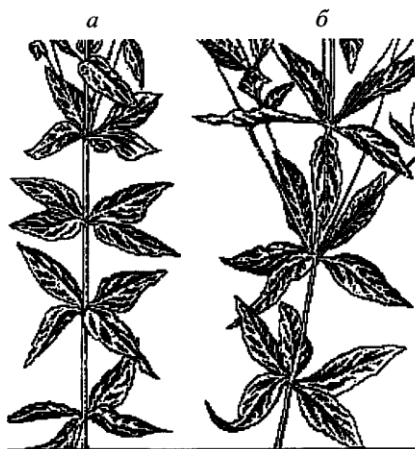


Рис. 2. Формы филлотаксиса вербейника: *а* – мутовчатая четырехлистая, *б* – мутовчатая пятилистая. Обнаружены в зеленой зоне Тропарево, г. Москва.

щие большее число листьев в мутовке, будут высшими по отношению к мутовчатым формам, содержащим меньшее число листьев в мутовке.

Растения с мутовчатым филлотаксисом часто имеют непостоянное число листьев в мутовках на

разных ветках. У некоторых видов число органов в узлах может меняться не только на разных ветках, но даже в пределах одного и того же стебля. В частности, непостоянство числа побегов в мутовках можно легко наблюдать у хвоща, а также у топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) и вербейника (*Lysimachia vulgaris* L.).

Топинамбур и вербейник замечательны тем, что разнообразием своих форм убедительно доказывают наличие общности механизма образования очередных, супротивных и мутовчатых форм филлотаксиса. Доказательство состоит в том, что в одних и тех же условиях могут одновременно произрастать экземпляры топинамбура, имеющие очередную спиральную (рис. 1, *а*), перекрестно-супротивную (рис. 1, *б*), трехлистую мутовчатую (рис. 1, *в*) и даже четырехлистую мутовчатую формы филлотаксиса. Более того, иногда на одном растении топинамбура можно наблюдать сочетание сразу трех форм филлотаксиса: очередную спиральную, перекрестно-супротивную и трехлистую мутовчатую. То же самое относится и к вербейнику, у которого наряду с перекрестно-супротивной, трехлистной и четырехлистной мутовчатыми формами (рис. 2, *а*) встречается еще и пятилистая (рис. 2, *б*). К полиморфным видам, которые могут существовать в перекрестно-супротивной, трехлистной или четырехлистной мутовчатой формах филлотаксиса, можно также отнести флоксы (*Phlox paniculata* L.).

Как же объяснить при помощи единого механизма возникновение рассмотренного разнообразия форм филлотаксиса? Исходя из характера симметрии листорасположения у перекрестно-супротивной и мутовчатых форм можно предположить, что у взрослых растений эти формы возникают при растяжении зародыша вдоль оси его цилиндрической поверхности, образованной кристаллоподобной структурой плотной упаковки зачатков¹, аналогичной упаковке атомов в структуре кристаллов. Простейшие из этих структур изображены на рис. 3. Чтобы ответить на вопрос о механизме возникновения кристаллоподобных структур, обратимся к начальным стадиям образования зародыша путем дробления зачатков. В случае очередного филлотаксиса дробление зачатков допускалось лишь в осевом направлении. При этом перемещение самих зачатков вдоль оси зародыша было запрещено. Противоречие между ростом объема зачатков и запретом на их перемещение в осевом направлении разрешалось за счет альтернативного перемещения в горизонтальной, перпендикулярной к оси зародыша плоскости. Однако указанное противоречие может быть разрешено и другим спо-

¹ Термины «зачаток» и «зародыш» используются в соответствии с определениями, данными автором (Малыгин, 2001). – *Примеч. ред.*

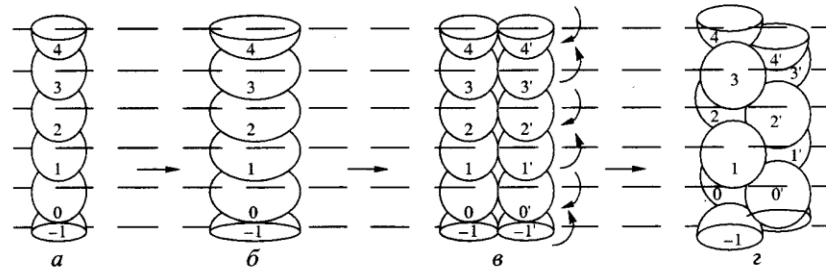


Рис. 3. Последовательность объемных структур, демонстрирующая образование кристаллоподобной плотной упаковки зачатков в зародыше, из которой формируется перекрестно-супротивная форма филлотаксиса.

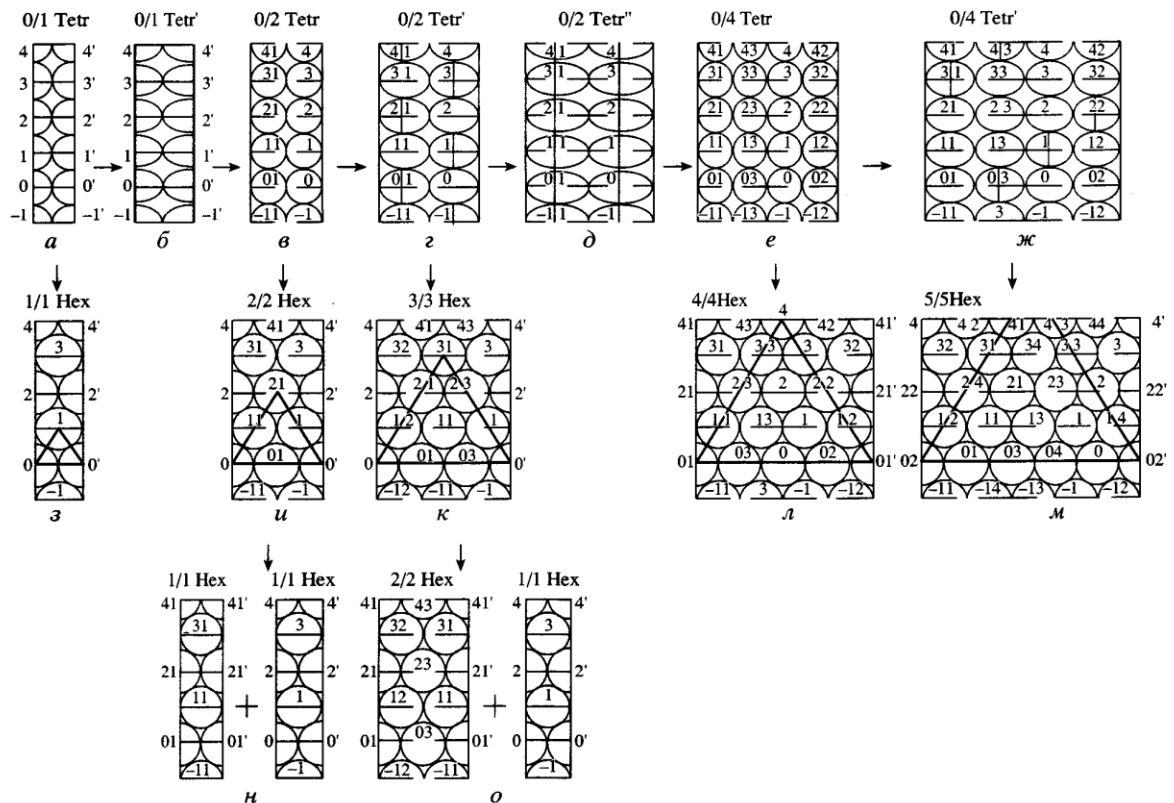


Рис. 4. Последовательности разверток боковой поверхности зародышей, демонстрирующие механизм образования форм перекрестно-супротивного и мутовчатого филлотаксиса. Цифры со штрихом – половинки зачатков, оказавшиеся слева от линии разреза разверток. Первая цифра в номерах – последовательность возникновения зачатков в результате дробления горизонтальной плоскостью, вторая – вертикальными плоскостями. При этом у зачатка, возникающего при дроблении из левой половины исходного, сохраняется номер исходного зачатка, а у зачатка, возникающего из правой половины исходного, вторая цифра номера заменяется на новую, ранее не использовавшуюся.

собом, а именно посредством дробления зачатков в горизонтальной плоскости. При этом расстояние между зачатками по вертикали сохраняется неизменным, а суммарный объем зачатков растет уже за счет увеличения их числа.

Что может быть причиной такого дробления? Очевидно, что запрет на перемещение зачатков в направлении оси зародыша должен приводить к

сдавливанию зачатков снизу и сверху в результате их роста. В случае достаточной жесткости зачатков сдавливание будет побуждать их к горизонтальному смещению. Если жесткость недостаточна, то оно может приводить к эластичному сжатию зачатков в эллипсоиды (рис. 3, а, б) с последующим дроблением в плоскости, перпендикулярной к оси зародыша (рис. 3, б, в), и смещению

ем вновь образованных зачатков вокруг оси с образованием их плотной упаковки (рис. 3, в, г), подобной упаковке атомов в кристаллической решетке. Дробление зачатков вдоль длинной оси эллипсоида соответствует известному правилу Гертвига, сформулированному для клеточного дробления. Таким образом, причина различного поведения зачатков, приводящая к формированию очередного или высших форм филлотаксиса, может быть обусловлена различием в жесткости зачатков, которая определяет их податливость или устойчивость к упругому сжатию в результате осевого давления, развивающегося внутри зародыша. Причиной изменений механических свойств зачатков могут быть изменения метаболизма растений как в результате развертывания генетической программы развития, так и в результате воздействия внешней среды.

Чтобы упростить задачу, образование зародышей перекрестно-супротивной и мутовчатых форм филлотаксиса изображено на рис. 4 при помощи разверток цилиндрической поверхности зародыша. Как видно из рисунка, структуры всех разверток составлены из формируемых зачатками элементарных фрагментов, обозначенных как $0/1Tetr$, $0/1Tetr'$ или $1/1Hex$. В полном соответствии с объемными фигурами рис. 3 на рис. 4, а–в показано, как обозначенные кругами зачатки под действием развивающегося в процессе роста осевого давления претерпевают упругое сжатие в эллипсы и в конечном счете дробятся пополам. Чтобы разрядить силу испытываемого зачатками сдавливания, в одних случаях оказывается достаточным дробление одного зачатка на каждом уровне (рис. 4, б, г, ж), в других – необходимо дробление двух (рис. 4, д) и более зачатков. Предполагается, что если уровни включают более одного зачатка, то дробление одного зачатка приводит к горизонтальному смещению остальных на этом уровне и вызывает переход зародыша из неустойчивой тетрагональной структуры упаковки зачатков (рис. 4, г, ж) к плотной гексагональной (рис. 4, к, м). Если одновременно дробятся все зачатки (рис. 4, б, д), то это приводит к их синхронному смещению на разных уровнях, и поэтому образуется зародыш с неустойчивой тетрагональной структурой упаковки зачатков (рис. 4, в, е).

Если жесткость зачатков в тетрагональной структуре упаковки недостаточно велика, то зачатки в результате роста дробятся (рис. 4, б, г; д, ж). Если их жесткость возрастает до необходимых пределов, то зачатки на разных уровнях смещаются по горизонтали в результате роста так, что образуют более устойчивую гексагональную структуру упаковки (рис. 4, з–к, л).

При достаточной жесткости зачатков на начальном этапе развития зародыш, как показано на рис. 4, а, з, переходит из неустойчивой структу-

ры $0/1Tetr$ в устойчивую $1/1Hex$ и далее – в спиральную структуру очередного филлотаксиса в соответствии со схемой, рассмотренной ранее (Малыгин, 1998, 2001). Эта структура соответствует спиральному листорасположению у топинамбура на рис. 1, а. В противном случае в результате упругого сжатия и дробления зачатков зародыш меняет структуру $0/1Tetr$ на новую – $0/2Tetr$ (рис. 4, б, в).

Далее альтернатива выбора повторяется для зародыша $0/2Tetr$. В случае достижения зачатками достаточной жесткости неустойчивая тетрагональная структура зародыша $0/2Tetr$ переходит в устойчивую гексагональную $2/2Hex$ (рис. 4, в, и). В объемном виде этот переход показан на рис. 3, в, г. Он приводит к перекрестно-супротивной форме филлотаксиса, представленной растением топинамбура на рис. 1, б.

При меньшей жесткости зачатки в зависимости от степени упругого сжатия дробятся по одному (рис. 4, г, к) или по два (рис. 4, д, е) на каждом уровне. Дробление одного зачатка стимулирует образование плотной гексагональной структуры $3/3Hex$, соответствующей трехлистной мутовчатой форме филлотаксиса, как у растения топинамбура на рис. 1, в. Дробление двух зачатков на каждом уровне приводит к образованию неустойчивой тетрагональной структуры $0/4Tetr$ (рис. 4, е).

Так же, как и в аналогичных случаях выше, зародыш с неустойчивой тетрагональной структурой $0/4Tetr$ может развиваться по одному из двух альтернативных путей. При достижении зачатками необходимой жесткости неустойчивая структура упаковки $0/4Tetr$ переходит в устойчивую $4/4Hex$ (рис. 4, е, л), которая соответствует четырехлистной мутовчатой форме филлотаксиса, как у растения вербейника на рис. 2, а. В противном случае зачатки в зависимости от степени упругого сжатия дробятся по одному или более на каждом уровне. При этом дробление одного зачатка на каждом уровне стимулирует переход к устойчивой гексагональной структуре $5/5Hex$ (рис. 4, ж, м), которая соответствует пятилистной мутовчатой форме филлотаксиса, как у растения вербейника на рис. 2, б. Дробление двух и более зачатков приводит к упаковкам, соответствующим высшим формам мутовчатого филлотаксиса.

Поскольку максимальное осевое давление должно развиваться в период усиленного роста зачатков, который обычно соответствует формированию средней части стебля растения, то наибольшее число дроблений зачатков на уровнях и, соответственно, максимальное число листьев или побегов в мутовках обычно наблюдается в средней части стебля.

С другой стороны, переход от супротивной формы расположения первых двух листьев у проростков некоторых видов к очередной форме расположения последующих листьев у взрослого растения может быть объяснен потерей способ-

ности зачатков к дроблению вследствие увеличения их жесткости в процессе развития.

Таким образом, этот механизм позволяет объяснить феномен неоднозначности филлотаксиса у растений одного и того же вида изменчивостью способности зачатков к дроблению, которая в свою очередь может быть объяснена зависимой от внешних условий изменчивостью эластичных свойств клеточных стенок в процессе формирования зародыша.

Рассмотренная модель образования различных форм филлотаксиса напоминает перестройки кристаллической решетки минералов при действии внешнего давления (Жаров, 1988). Отличие состоит лишь в том, что у растений причина давления внутренняя – увеличение объема зародыша в результате их роста.

Вытекающие из развиваемой теории следствия должны быть подкреплены дополнительными фактами. В частности, для подтверждения вывода о том, что форма филлотаксиса не является строгим качественным признаком вида и что в зависимости от условий развития особи могут изменять форму филлотаксиса на ближайшую в ряду (рис. 4), был проведен поиск отклонений в форме филлотаксиса у древесных пород. В результате такого поиска было обнаружено, что наряду с характерной накрест-супротивной формой филлотаксиса у клена (*A. platanoides*) (рис. 5, а), ясеня (*F. excelsior*) (рис. 5, б) и сирени (*S. vulgaris*) (рис. 5, в) иногда обнаруживается трехлистная мутовчатая форма. Как видно из рис. 5, переход у этих пород от перекрестно-супротивной формы к мутовчатой встречается в виде появления одного или нескольких побегов с тремя листьями в мутовках. В качестве примера перехода от трехлистной мутовчатой формы к четырехлистной может служить олеандр (*N. oleander*). У олеандра наряду с ветками, в узлах которых находится три листа (рис. 6, а), нередко встречаются ветки, узлы которых содержат четыре листа (рис. 6, б).

Другим очевидным выводом теории является то, что зародыши высших форм филлотаксиса могут рассматриваться как результат аддитивного сложения зародышей низших форм. Если признать это положение справедливым, то следует допустить возможность и противоположного процесса – расщепления при определенных условиях высших форм на низшие. Так, супротивная форма филлотаксиса будет расщепляться на две очередные (рис. 4, и, н), а трехлистная мутовчатая – на супротивную и очередную формы (рис. 4, к, о).

Действительно, феномен расщепления ветки с перекрестно-супротивным филлотаксисом на два побега с очередным спиральным – в результате диагонального разреза апекса кипрея (*Epilobium hirsutum* L.) – наблюдали еще в 30-х гг. прошлого века (Snow M., Snow R., 1935). Однако в то время авторы

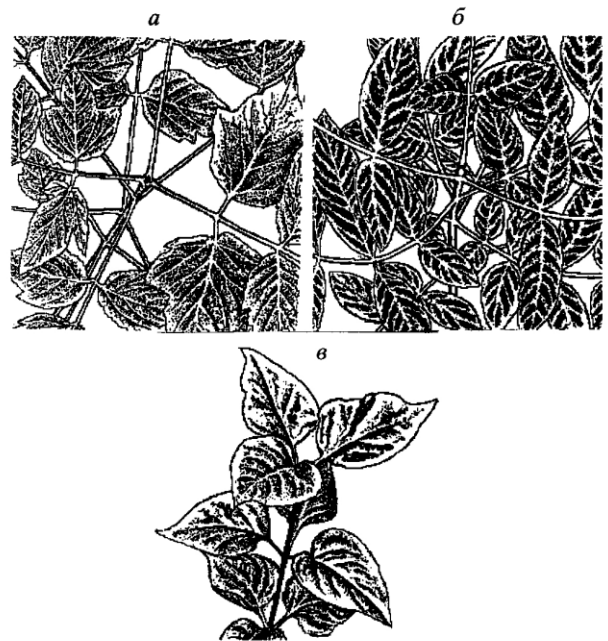


Рис. 5. Редко встречающиеся формы трехлистного мутовчатого филлотаксиса древесных видов: а – у клена (обнаружены на Ленинском проспекте в сквере Института биохимии РАН и у магазина “Москва”, г. Москва), б – у ясеня (обнаружены на Ленинском проспекте в сквере Института биохимии РАН, г. Москва), в – у сирени (обнаружены в деревне Комаровка Рязанской области и в г. Пушино).

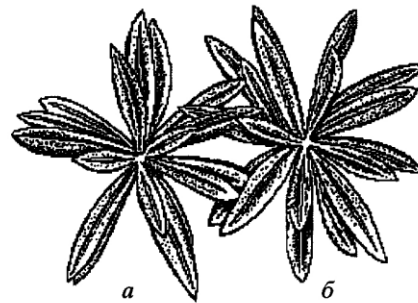


Рис. 6. Формы мутовчатого филлотаксиса олеандра: а – трехлистная, б – четырехлистная. Обнаружены среди декоративных растений в Институте белка РАН, г. Пушино.

испытывали затруднение в объяснении полученных результатов. С позиций приведенной на рис. 4, и, н схемы объяснение этого феномена выглядит тривиальным.

Еще одним свидетельством в пользу развиваемых представлений может служить наблюдение за ветвлением в естественных условиях трехлистного мутовчатого стебля топианмбура на два побега, один из которых имеет перекрестно-супротивный филлотаксис, а другой – спиральную

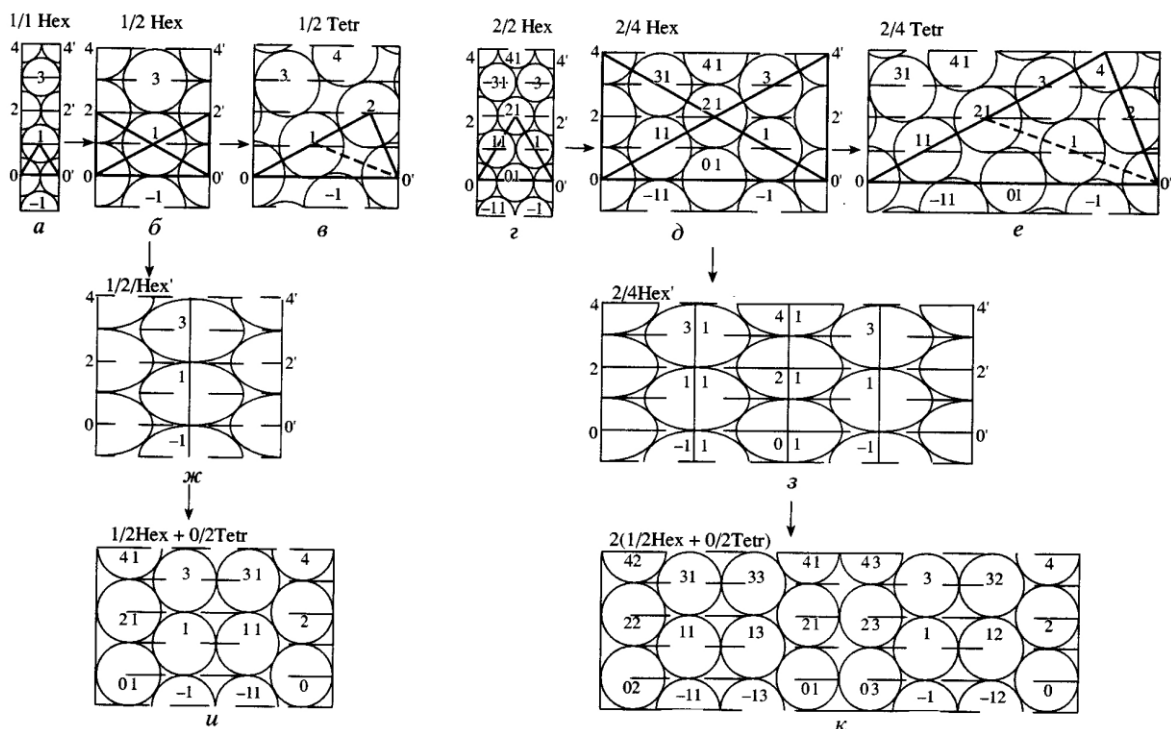


Рис. 7. Последовательности разверток боковой поверхности зародышей, демонстрирующие альтернативное развитие зародышей в гексагонально-тетрагональные или кратные спиральные формы филлотаксиса.

форму очередного филлотаксиса (рис. 1, з). Это явление объясняется схемой, приведенной на рис. 4, к, о.

ГЕКСАГОНАЛЬНО-ТЕТРАГОНАЛЬНЫЙ ТИП ФИЛЛОТАКСИСА

Рассуждения в предыдущем разделе о механизме формирования супротивной и мутовчатых форм филлотаксиса оставили без доказательства вопрос о реальном существовании промежуточных неустойчивых тетрагональных форм, имеющих ключевое значение для развиваемых представлений. Поскольку в процессе формирования гексагональных форм упаковки зачатков промежуточные тетрагональные формы у взрослых растений не фиксируются, то прямое доказательство их существования вызывает затруднения. Однако если дробление зачатков, приводящее к образованию тетрагональных форм на стадиях развития зародышей $0/1\text{Tetr}$, $0/2\text{Tetr}$ и т.д. (рис. 4), имеет место, то оно может осуществляться также на стадиях $1/2\text{Hex}$, $2/4\text{Hex}$ и т.д. (рис. 7). В этом случае первичный результат дробления может устойчиво фиксироваться в гексагональной решетке зародыша, как показано для формы $1/2\text{Hex}$ на рис. 7, б, ж, и и для формы $2/4\text{Hex}$ на рис. 7, д, з, к, и сохраняться у взрослого растения. По-

скольку такое дробление формирует линейный вертикальный фрагмент тетрагональной решетки, который оказывается встроенным в гексагональную решетку, то в целом получающаяся конфигурация зачатков может быть названа смешанным гексагонально-тетрагональным филлотаксисом.

Гексагонально-тетрагональное расположение листьев на стебле встречается у пасленовых, в частности, оно характерно для вида физалис (*Physalis alkekengi* L.). Как видно на рис. 8, а попарное расположение листьев в каждом узле у растения физалиса соответствует попарному расположению зачатков на отдельных уровнях цилиндрической развертки рис. 7, и. При этом нетрудно заметить, что смежные по вертикали пары листьев развернуты друг относительно друга на 180° так же, как и пары зачатков из смежных уровней на развертке (пара зачатков 1 11 на первом уровне повернута на 180° относительно пары зачатков 01 0 на нулевом уровне, пара зачатков 21 2 на втором уровне повернута на 180° относительно пары зачатков 1 11 на первом уровне и так далее).

Гексагонально-тетрагональная форма филлотаксиса часто наблюдается у злаковых в расположении зерновок в колосе. У бамбука (*Bambusa* L.) она проявляется в виде сближенных парных боковых побегов в узлах соломины. В соответствии

с теорией эти пары в соседних узлах развернуты друг относительно друга на 180° .

Если расщепление зачатков происходит в зародыше со сформированной структурой мутовчатого филлотаксиса, то образуется упаковка, в которой парный гексагонально-тетрагональный фрагмент повторяется многократно. Примером такой упаковки может быть конфигурация размещения зерен в початке кукурузы (*Zea mays* L.) (рис. 8, б). Число повторений гексагонально-тетрагонального фрагмента на початке колеблется в широких пределах: от 4 до 10 единиц.

Выявление специфического механизма формирования гексагонально-тетрагонального расположения органов на стебле не только позволяет выделить в растительном мире особый гексагонально-тетрагональный тип филлотаксиса, но и является доказательством существования промежуточных неустойчивых тетрагональных форм при образовании супротивной и мутовчатых форм филлотаксиса.

ОБРАЗОВАНИЕ КРАТНЫХ ФОРМ СПИРАЛЬНОГО ФИЛЛОТАКСИСА

Механизм образования простых форм спирального филлотаксиса, подчиняющихся числовым закономерностям ряда Фибоначчи, был рассмотрен ранее (Малыгин, 1998) на примере разверток спиральной упаковки чешуй в еловой шишке. В настоящем разделе рассмотрен механизм образования кратных форм спирального филлотаксиса, развертки которых имеют вид удвоенных, утроенных и т.д. разверток простой спиральной упаковки. Чаще других встречаются удвоенные формы. Некоторые из них: араукария (*Araucaria excelsa* L.), очиток (*Sedum elegance* L.), сильфиум (*Silphium* L.), подокарп (*Podocarpus* L.) — описаны в работе Хирмера (Hirmer, 1931). Более подробно удвоенная форма спирального филлотаксиса ворсянки (*Dipsacus laciniatus* L.) исследована Сноу (Snow, 1950).

Каков же механизм формирования кратных форм спирального филлотаксиса? Нетрудно догадаться, что они могут возникнуть в результате согласованного роста зачатков у двух и более параллельных и соприкасающихся в процессе своего развития зародышей. Иначе говоря, развитие этих форм может быть продолжением развития супротивной (рис. 4, и) и мутовчатых (рис. 4, к-м) форм филлотаксиса по схеме образования простых спиральных форм, описанной ранее (Малыгин, 1998). Из рис. 4, з-м и 7, а, е видно, что разница между простой и кратными формами спирального филлотаксиса будет состоять в кратном увеличении числа межцентровых интервалов в боковых сторонах характеристических треугольников у зародышей и, соответственно, в кратном увеличении членов нормального ряда Фибоначчи,

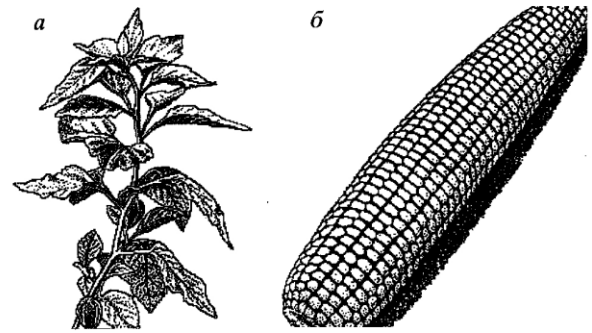


Рис. 8. Примеры реализации гексагонально-тетрагонального филлотаксиса в природе: а — расположение листьев на стебле физалиса, б — упаковка зерен в початке кукурузы.

чи, характеризующих число парастих в простом спиральном филлотаксисе.

На цилиндрических развертках рис. 7 сопоставлены начальные стадии развития простой (рис. 7, в) и удвоенной (рис. 7, е) форм спирального филлотаксиса из очередных (рис. 7, а, б) и супротивных (рис. 7, г, д) форм филлотаксиса соответственно как альтернатива развитию рассмотренных в предыдущем разделе простой (рис. 7, б, ж, и) и удвоенной (рис. 7, д, з, к) форм смешанного гексагонально-тетрагонального филлотаксиса.

Поскольку на одном уровне зародыша в случае кратных форм располагается два и больше зачатков, то эти формы содержат и соответствующее число параллельно навитых генетических спиралей. На рис. 7, е в качестве таких спиралей выступают последовательности зачатков 0 11 21 3 4 и -11 01 1 2. Экспериментальным доказательством самостоятельной природы параллельных генетических спиралей служат опыты Луазо (Loiseau, 1954). Этот исследователь, разрушая один молодой зачаток на верхушке бальзамина (*Impatiens roylei* Walp.), смог уменьшить число листовых спиралей с трех до двух.

От истинных кратных форм спирального филлотаксиса следует отличать кажущиеся. Если в истинных кратных формах зачатки из разных спиралей располагаются на одинаковых уровнях, то в кажущихся такого не может быть. Кажущиеся кратные формы возникают не из параллельных зародышей, а в результате осевого или радиального растяжения одного зародыша со сформированным спиральным филлотаксисом. Все зачатки этого зародыша располагаются последовательно на единственной генетической спирали и поэтому лежат на разных уровнях.

При осевом или радиальном растяжении зародыша пропорционально растущие зачатки сохраняют физические контакты на парастихах, соответственно параллельных большей или меньшей

сторонам характеристического треугольника. Вследствие этого такие парастихи субъективно воспринимаются как самостоятельные спиральные образования. Естественно, что число этих спиралей определяется числом соответствующих им парастих, т.е. числом Фибоначчи, соответствующим числу зачатков на противоположной стороне характеристического треугольника. Вероятно, такие кажущиеся листовые спирали изображал на развертке цилиндра Плантефоль, изучавший феномен параллельных спиралей у растений (Plantefol, 1948; Синнот, 1963).

Меньшая распространенность в природе кратных спиральных форм по сравнению с альтернативными им гексагонально-тетрагональными связана, по-видимому, с тем, что для замены исходной эластичности зачатков, необходимой для формирования зародышей с супротивным, мутовчатым или гексагонально-тетрагональным филлотаксисом, на их жесткость, необходимую для перехода к образованию кратных спиральных форм, требуется более сложная, а следовательно, и более редкая генетическая программа развития.

Следует также отметить, что спирализации могут подвергаться наряду с супротивной и мутовчатой формами и смешанные гексагонально-тетрагональные формы. Например, слабая спирализация гексагонально-тетрагональной формы филлотаксиса часто наблюдается у початков кукурузы. Существование таких форм может быть, по-видимому, объяснено возникновением на зародышевой стадии неустойчивого равновесия между двумя альтернативными процессами – скручиванием супротивной или мутовчатой форм в спиральную структуру и дроблением зачатков пополам.

Theory of Phyllotaxis. II. Crystallographic Interpretation of the Interrelation between Lower and Superior Phyllotaxis Forms

A. G. Malygin

*Bakh Institute of Biochemistry, Russian Academy of Sciences,
Leninskii pr. 33, Moscow, 117071 Russia*

*Centre "Bioengineering", Russian Academy of Sciences, pr. 60-letiya Oktyabrya 7, k. 1, Moscow, 117312 Russia
E-mail: inbio@glas.apc.org*

Abstract—Cross-opposite phyllotaxis forms are defined as superior with respect to the alternate ones and verticillate phyllotaxis forms as superior with respect to the opposite ones. Different phyllotaxis forms can be interpreted as a result of stretching of crystal-like structures of the embryo formed by dense packing of rudiments. Based on hypothetical concepts of the properties of plant rudiments and embryos, possible mechanisms of the formation of superior phyllotaxis forms from the lower ones have been analyzed. It was shown that the superior phyllotaxis forms can be considered as the results of additive summation of the lower forms. The theoretical conclusions are confirmed by the examples of polymorphic phyllotaxis in conspecific plants and by the facts of accidental splitting of superior phyllotaxis forms into the corresponding lower forms in nature and in experiment. The mechanisms underlying the formation of multiple forms of helical phyllotaxis have been proposed. The concept of a new type of mixed hexagonal-tetragonal phyllotaxis has been formulated and the mechanism of its formation has been considered. The forms of corn grain packaging in the corncob and leaf arrangement on the strawberry tomato stem are given as examples of true hexagonal-tetragonal phyllotaxis in nature.

Key words: morphogenesis, phyllotaxis, opposite, verticillate, dense packaging, polymorphism, crystal-like structure.

Таким образом, кристаллографическая интерпретация организации зародыша из зачатков позволяет объяснить отношения между высшими и низшими формами филлотаксиса у растений разных видов, понять природу полиморфизма в филлотаксисе у растений одного и того же вида и выделить новый гексагонально-тетрагональный тип филлотаксиса, ранее оставлявшийся ботаниками без внимания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жаров А.А. Давление: Хим. энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия, 1988. Т. 1. С. 619–622.
- Малыгин А.Г. Структурная теория филлотаксиса. I. Механизм формирования структур спирального филлотаксиса // Биофизика. 1998. Т. 43. С. 335–342.
- Малыгин А.Г. Теория филлотаксиса. I. Геометрическая модель образования спиральных форм очередного филлотаксиса // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 5. С. 393–400.
- Синнот Э. Морфогенез растений. М.: Иностран. лит.-ра. 1963. С. 181.
- 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.
- Loiseau J.E. Suppression experimentale d'une helice foliare chez *Impatiens Roylei* Walp // Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris). 1954. V. 238. P. 149–151.
- Plantefol L. La theorie des helices foliaires multiples. Fondements d'une theorie phyllotaxique nouvelle. Paris: Masson, 1948. 154 p.
- Snow R. Experiments on bijugate apices // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1950. V. 235. P. 291–310.
- Snow M., Snow R. Experiments on phyllotaxis. III. Diagonal splits through decussate apices // Ibid. 1935. V. 225. P. 63–95.