

**В. А. БРЫНЦЕВ**

# **ФИЛЛОТАКСИС**

**опыт применения компьютерных моделей  
для решения вопросов теоретической  
морфологии растений**

**МОСКВА  
2006**

УДК 581\*14

Рецензент:

Пушкин А.И. – начальник отдела заготовки семян Научно-производственного центра лесного семеноводства, кандидат с.-х. наук, старший научный сотрудник.

**Брынцев, В.А.**

Филлотаксис. Опыт применения компьютерных моделей для решения вопросов теоретической морфологии растений./ В.А.Брынцев. – М.: ФГУ УМЦ, 2006.– 112 с.

На основании построенных автором компьютерных моделей филлотаксиса исследованы закономерности спирального листорасположения, предложена методика точного определения угла дивергенции, выделены типы филлотаксиса, исследована гипотеза реализации типов филлотаксиса на конусе нарастания. Также рассмотрены вопросы влияния филлотаксиса на структуру надземной части древесных растений. Книга адресована научным работникам, аспирантам, студентам высших и средних профессиональных учебных заведений, всем интересующимся морфологией растений и вопросами структурного моделирования.

УДК 581\*14

© Брынцев В.А., 2006

## Предисловие автора

Филлотаксис считается в настоящее время одним из центральных направлений теоретической морфологии растений. Он является фундаментальной основой построения внешнего облика растения. В отечественной научной литературе прослеживается большой интерес к проблеме филлотаксиса, однако выходящие статьи затрагивают только отдельные стороны этой проблемы, часто повторяя давно известные за рубежом подходы. К сожалению, очень кратко и с устаревших позиций рассказывается о филлотаксисе в учебной литературе.

В мире теоретические разработки по вопросу филлотаксиса активно ведутся последние 20-25 лет, с применением методов математического и компьютерного моделирования. Можно сказать, что буквально на наших глазах рождается теория филлотаксиса.

Филлотаксис одно из тех немногих направлений с которого, как предсказывал А.А.Любищев, начнется математизация биологии, превращение ее из описательной в точную науку. К сожалению, этот вопрос ботаники во многом отдали математикам, и хотя последние нашли необычайно много интересного, но горы формул заслонили красоту и рациональность живой природы. Автор попытался объяснить формальные законы филлотаксиса применительно к интересам ботаники.

Появление компьютеров с мощными вычислительными возможностями на столах студентов, аспирантов, исследователей, позволяют решать многие задачи, которые ставились, но не могли быть решены в течение нескольких столетий. Имитационное моделирование, проникающее в геометрию природы один из методов решения задач теоретической биологии. Во многих случаях основная сложность состоит в правильном упрощении, формализации задачи. Расчеты на компьютерах позволяют достаточно быстро получить результаты, сравнить их с эмпирическими данными, определить правильно ли выбрано направление, и если нужно вернуться к исходной точке. Главные выводы и теоретические построения в данной книге сделаны на основе созданных автором имитационных компьютерных моделей филлотаксиса и исследований филлотаксиса в природе.

Автор попытался, на сколько возможно доступно изложить данный не очень простой вопрос. Книга может быть интересна не только морфологам, но и специалистам растениеводам, лесоведам, селекционерам растений, а также студентам высших и средних профессиональных учебных заведений. Автор будет рад, если эта книга не только расширит знания в области теории листорасположения, но и заинтересует молодых ученых методами решения задач, научит с помощью моделей отвечать на вопросы стоящие перед современной биологией.

Предложения и пожелания автору можно присылать по электронной почте, по адресу: [bryntsev1@yandex.ru](mailto:bryntsev1@yandex.ru)

# 1. Введение

## 1.1 ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

В переводе филлотаксис означает – листорасположение, т.е. расположение листьев на стебле побега. В результате метаморфоза стебля и листьев у покрытосеменных растений побеги превращаются в цветки, у голосеменных – в шишки. Таким образом, и цветок, и шишка – сложные морфологические образования, строение которых подчиняются тем же законам филлотаксиса, что и строение обычного побега.

При развитии растения боковые почки и побеги образуются, как правило, в пазухах листьев, и их расположение на материнском побеге также подчиняется законам филлотаксиса. Поэтому законы филлотаксиса находят свое отражение в форме крон деревьев, влияют на внешний облик растения.

Образование и расположение листьев на стебле всегда носит спиральный характер. При формировании побега зачатки листьев, подчиняясь законам филлотаксиса, закладываются на конусе нарастания растения последовательно, образуя спираль, называемую генетической спиралью. Генетическую спираль легко рассмотреть на побегах ряда древесных растений: дуба, тополя, сливы. Мысленно соединив последовательные листья на побеге, получим спираль, проходящую через все имеющиеся листья. Генетическая спираль последовательно проходит через все листья, она дает начало всем другим спиральям, которые можно рассмотреть на побеге.

Листья, присоединяясь к стеблю, образуют узел. В одном узле побега может находиться не один, а два или более листьев, которые расположены вокруг стебля равномерно (в ботанике это обычно называют супротивным, тройчатым, мутовчатым расположением листьев). Тогда через каждый такой лист будет проходить своя генетическая спираль. Сколько в одном узле побега листьев, столько и генетических спиралей. *Количество генетических спиралей* – важная характеристика филлотаксиса. По числу генетических спиралей побеги могут быть одно-, двух-, трех-, четырех- и более спиральные.

Одним из свойств генетической спирали является *изомерия*, то есть спираль может иметь направленность в виде левого или правого винта.

Другой важной характеристикой филлотаксиса является угол расхождения между последовательными листьями в генетической спирали (рис. 1.1). Он называется *углом дивергенции* и может быть измерен в градусах, но чаще принято измерять его в частях длины окружности (длина окружности при этом берется за единицу). Угол в  $360^\circ$  равен 1,  $180^\circ$  – 0,5,  $90^\circ$  – 0,25 частей окружности.

Чтобы перевести угол дивергенции, выраженный в частях окружности, в градусную меру достаточно умножить его на  $360^\circ$ .

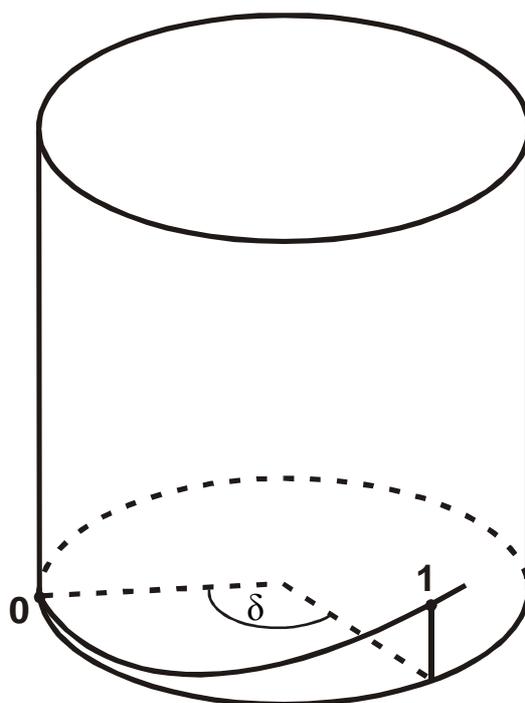


Рис. 1.1 Угол дивергенции  $\delta$  между листьями 0 и 1, последовательно расположенными на генетической спирали

Определение угла дивергенции следующее: *углом дивергенции* называется меньший угол между проекциями на плоскость поперечного сечения стебля прямых, соединяющих ось стебля с точками последовательно образовавшихся листьев. В норме в пределах элементарного побега на всех стадиях его развития значение угла дивергенции не изменяется. Исходя из определения угла дивергенции у односпиральных побегов теоретически он может принимать любое значение в диапазоне от 0 до 0,5. У двухспиральных побегов в диапазоне от 0 до 0,25, у трехспиральных от 0 до 0,16(6).

Вторичными геометрическими образованиями на побеге являются *парастихи и ортостихи*. Взяв побег дуба, можно увидеть, что после двух оборотов генетической спирали лист точно оказывается над тем листом, от которого был начат отсчет. Еще два оборота генетической спирали и мы найдем третий лист находящийся на той же линии, параллельной оси побега. Такие линии из листьев, находящиеся друг над другом, называются ортостихами.

Ортостихи часто описывают дробью, в числителе которой ставят число оборотов генетической спирали, а в знаменателе количество листьев на спирали от листа, с которого начат отсчет, до листа, находящегося строго над ним по линии, параллельной продольной оси стебля (не включая последний). Для вяза и липы эта дробь –  $1/2$ , ольхи –  $1/3$ , вишни, сливы и дуба –  $2/5$ . Если перевести дробь из простой в десятичную, то получится угол дивергенции в частях окружности, соответственно – 0,5; 0,333...; 0,4. Лучшее всего вертикальные ряды (ортостихи) видны у многих видов кактусов.

Генетическую спираль на побегах можно разглядеть не всегда. У шишек ели, например, чешуйки сближены, поэтому генетической спирали разглядеть невозможно. Не увидать тут и ортостихов. Но зато видны другие спирали, идущие на шишке в разных направлениях. Если проследить по одной из таких спиралей полный оборот, то можно увидеть, что она проходит не через все чешуйки. Параллельно ей идет еще несколько однонаправленных спиралей, что напоминает многоходовой винт. Такие ряды называются *парастихами* (рис 1.2, 1.3).

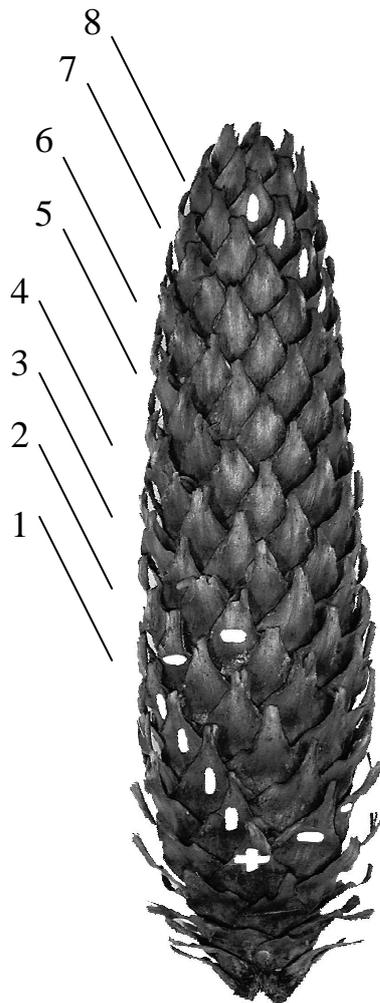


Рис. 1.2 Левая восьмирядная парастиха (первый ряд отмечен вертикальными штрихами) и правая пятирядная парастиха (первый ряд отмечен горизонтальными штрихами) на шишке ели европейской. Цифрами показаны ряды восьмирядной парастихи

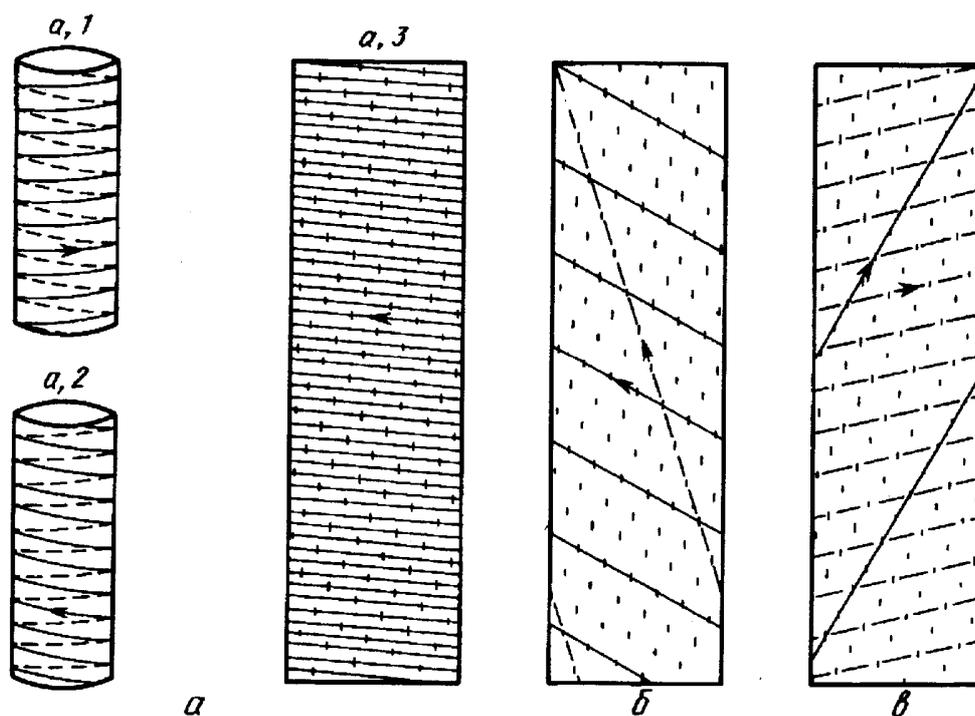


Рис. 1.3 Расположение генетической спирали и парастих на побеге: а – генетическая спираль. *a,1* – правый изомер, *a,2* – левый изомер, *a,3* – развертка левого изомера, б – 3-рядные и 8-рядные левые парастихи, в - 2-рядные и 5-рядные правые парастихи

*Парастихи* – это многоходовые винтовые ряды листьев, часто хорошо различимые на побеге. Основной характеристикой парастихи является ее рядность, часто можно выделить трех-, пяти-, восьмирядные парастихи. На конкретном побеге, как правило, хорошо видна пара парастих разной изомерии, получившая название *четко выделяемых парастих*.

Следует отметить, что генетическая спираль и парастихи могут иметь левую или правую изомерию, т.е. представлять собой левый или правый винт. Определить изомерию спирали довольно легко. Если спираль идет снизу-вверх направо – спираль правая, если снизу-вверх налево – спираль левая.

При росте стебля и изменении его пропорций одни пары четко выделяемых парастих меняются на другие. Так на побеге сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в начале фенологической фазы обособления хвоинок в чехлики можно видеть восьми- и тринадцатирядные парастихи, в фазе прорывания хвоинками чехликов четко выделяются пяти- и восьмирядные парастихи, а по окончании роста стебля трех- и пятирядные. Противонаправленные четко выделяемые парастихи часто отображают в виде дроби:  $3/5$ ,  $5/8$ ,  $8/13$ , при этом следует помнить, что обозначают они совсем другое, чем дроби ортостихов и не путать с ними. Дробь парастих показывает, какие разнонаправленные парастихи четко видны на побеге. В зарубежной литературе, как правило, в числителе указывается левая парастиха, в знаменателе правая.

В природе углы дивергенции тяготеют к определенным значениям – часто называемых «идеальными» углами. Самыми часто встречающимся из

«идеальных» углов является угол дивергенции  $0,38197\dots$  односпирального ряда.

Угол дивергенции  $0,38197\dots$  «знаменит» также тем, что соответствует меньшей части так называемого «золотого сечения». Дробь  $0,38197$  определяет «золотое сечение», это означает, что если отрезок, равный 1, разрезать на две части, одна из которых равна  $0,38197$ , то вторая часть будет средним пропорциональным между всем отрезком и первой частью. В «золотом сечении» отношение меньшего отрезка к большему равно отношению большего отрезка к целому, т.е.  $0,38197:0,61803 = 0,61803: 1,0$ . Соответствующий этому углу ряд четко выделяемых парастих (1, 2, 3, 5, 8, 13, ...) близок к не менее известному ряду Фибоначчи. Эти явно не случайные связи нередко приводили исследователей, без должных на то оснований, к слишком широким обобщениям.

Подводя итог, можно сказать, что *определить филлотаксис побега – значит установить количество генетических спиралей, их изомерию и угол дивергенции*. Наличие на побеге парастих или ортостих позволяют сделать это.

## 1.2 ИСТОРИЯ ВОПРОСА

Филлотаксис – закономерное расположение листьев вокруг стебля, проявляется в системе различных спиралей. С давних времен была замечена чудесная правильность в расположении чешуй на шишке, листьев на стебле, семян в корзинке подсолнечника.

Истории изучения филлотаксиса посвящено не очень много работ. Несколько страниц по истории вопроса имеется в статье Адлера (1974). У Монгомери вышла статья, посвященная истории теории листорасположения (Montgomery, 1970). Главы по истории есть в книге Джана (Jean, 1994). На русском языке обзор по изучению филлотаксиса дан в книге Э.Синнота «Морфогенез растений» (1963). Наиболее полно история изучения листорасположения была систематизирована в пространной статье ведущих исследователей филлотаксиса Адлера, Барабе, Джана в 1997 году (Adler, Varabe, Jean, 1997), которая и была взята за основу при написании данной главы.

В истории изучения филлотаксиса выделяют три периода (Adler, Varabe, Jean, 1997): 1) древний – с древних времен, до 14 века н.э.; 2) средний – с 14 века н. э. до 1970 г.; 3)современный – с 1970 года и далее.

Древний период связан с именами Теофаста и Плиния Старшего. Первое упоминание листорасположения имеется у Теофаста (370 – 285 гг. до н. э.). В своем «Исследовании растений» он отмечал, что листья идут регулярными рядами. Более детальное описание расположения листьев было дано у Плиния Старшего (23 – 79 гг. н. э.).

В средний период, через полтора тысячелетия после Теофаста и Плиния Старшего, описание листорасположение встречается в дневниках Леонардо да Винчи и книге Андре Чезальпино. Но по-настоящему серьезное изучение филлотаксиса началось с трудов Чарльза Бонета (1720-1793). Он дал первую достаточно полную классификацию листорасположения, выделив спиральное листо-

расположение, вычислив угол между последовательными листьями, описал спираль, которую впоследствии называли генетической, а также спирали, получившие названия парастих.

Математическое и теоретическое описание листорасположение началось через полсотни лет после работ Бонета. В 30-х годах 19 века появились работы Шимпера (Schimper, 1830), Брауна (Braun, 1831, 1835) и братьев Бравэ (Bravais, 1837). Начиная с этих работ, данный предмет стал перерастать в серьезную научную дисциплину. Работы имели несколько направлений: описательное, экспериментальное, теоретическое (связанное как с внутренним, так и с внешним детерминизмом). После появления теории Ч.Дарвина целенаправленные объяснения были оставлены.

Шимпер (1830), изучая спиральное расположение листьев на побегах, ввел понятие генетической спирали, угла дивергенции и парастих. А.Браун, друг Шимпера, исследуя расположение чешуй на сосновой шишке, выделил четко различающиеся парастихи.

Вскоре после выхода статей Шимпера и Брауна врач и ботаник Луи Бравэ и его брат Огюст Бравэ, флотский служащий и исследователь, издали совместную статью (Bravais, Bravais, 1837), в которой ввели новые методы изучения листорасположения. Они представили расположение листьев как точечную решетку на цилиндре и показали, что те спирали, которые мы видим, являются вторичными спиралями. Они доказали, что при наличии одного листа в узле имеется только одна генетическая спираль. Если общий делитель вторичных рядов (парастих)  $n > 1$ , то имеется  $n$  генетических спиралей и имеется мутовка с  $n$  листьями в каждом узле. Они пронумеровали листья в порядке появления и определили их положение на вторичных спиралях. Однако у них были ошибки в выводах, исправленные только Адлером (Adler, 1974).

В отличие от Шимпера и Брауна братья Бравэ считали углы дивергенции иррациональными числами. Братья нашли наиболее часто встречающийся угол расхождения, связанный с «золотым сечением» и последовательностью Фибоначчи –  $137^{\circ}30'82''$  и указали другие возможные углы, например угол  $90^{\circ}30'6''$ , связанный с последовательностью 1, 3, 4, 7, 11, ...; и  $77^{\circ}57'19''$  связанный с последовательностью 1, 4, 5, 9, 13, ... После совместной работы с братом по изучению растений, которые он рассматривал тогда как живые кристаллы, Огюст Бравэ стал одним из основателей новой науки – кристаллографии.

Тайт (Tait, 1872) опубликовал замечания на статью братьев Бравэ, охарактеризовав их работу как слишком сложную и отклонив многие важные заключения, найденные ими. Кроме того, он сделал ошибку, приравняв процедуру вычитания четко выделяемых парастих процедуре их сложения. Вычитание заключается в том, что при увеличении относительной длины междоузлия на побегах видны пары парастих всё меньшей рядности. Так при росте преформированного побега у кедра сибирского сначала видны 8-ми и 13-и рядные парастихи, потом 8-и и 5-и рядные, потом 3-х и 5-и рядные. Если бы побег продолжал вытягиваться, мы бы увидели 3-х и 2-х рядные парастихи. Процедура нахождения меньших парастих из больших парастихам была названа *вычитанием*. Она очень проста: при вычитании у следующей пары парастих меньшая па-

растиха остается той же, а вместо большей ставится разность между большей и меньшей парастихами.

Процедура обратная вычитанию парастих называется их *сложением*. Тайт считал, что она полностью обратна вычитанию, но это не так. При сложении на каждом шаге мы имеем два возможных варианта. Сложение пары парастих ( $2/3$ ) дает два возможных варианта – ( $5/3$ ) и ( $2/5$ ). Это можно сравнить с движением по сети сливающихся друг с другом речек. Путь к устью прост и однозначен, при обратном движении мы встаем перед выбором на каждой развилке.

Вычитание и сложение парастих – анизотропные процессы, чего не понял Тайт. Опираясь на Тайта, Томпсон (Thompson) был введен в заблуждение, что нашло отражение в его знаменитой и очень влиятельной книге «О росте и форме» (1917), где он сделал заключение, что определение угла дивергенции невозможно по четко выделяемым парастихам. Это сильно понизило интерес к изучению закономерностей филлотаксиса на многие годы.

Найденные братьями Бравэ закономерности, в первую очередь наличие «идеальных углов», поставили вопрос: почему природа предпочитает эти значения углов дивергенции и эти ряды противопоставленных пар парастих.

Поиски пошли по двум направлениям: 1) структурной (конструктивной) морфологии, которая искала закономерности листорасположения, и 2) поиска действующих причин, которые приводят к данным закономерностям.

Гофмейстер (Hofmeister, 1868) предположил, что новый примордий появляется периодически на границе с вершиной в самом большом доступном пространстве оставленном предшествующим примордием. Швенденер (Schwendener, 1878) предложил теорию, согласно которой расположение листьев определяется контактным давлением между зачатками соседних листьев. Он также вывел, что при уменьшении относительной длины междоузлия (длину междоузлия он относил к длине окружности стебля),  $1/2$ - листорасположение уступает место  $3/2$ - листорасположению, которое в свою очередь уступает место  $3/5$ - листорасположению. Он пришел к выводу, что угол дивергенции при этом то уменьшается, то увеличивается, и колебания эти затухают, стремясь к идеальному углу  $0,382$ . Швенденер также ввел более простую терминологию, которая используется по настоящее время.

В 1875 году Виснер (Wisner) дал физиологическое объяснение идеальному «золотому» углу дивергенции, показав, что при нем листья имеют наибольший доступ света. И хотя выводы его были не доказаны, во многих учебниках ботаники она стали фигурировать как закон Виснера. В 1988 году на основании компьютерных расчетов Никлас (Niklas) показал, что оптимальная потребность в свете может достигаться не только за счет «золотого» угла дивергенции, но и с помощью других механизмов, например, за счет увеличения длины и уменьшения ширины листьев. Так называемая листовая мозаика, которая достигается изменением расположения листьев на длинных и тонких черешках, также приводит к оптимизации поглощения света. Таким образом, филлотаксис это только один из механизмов оптимизации светопоглощения.

В 1873 г. Айри (Airy) обратил внимание на значение филлотаксиса в формировании почек, где упорядоченное расположение чешуй дает наиболее компактную упаковку, что уменьшает опасность повреждения со стороны внешней среды. Ридли (Ridley, 1982) развил впоследствии эту идею эффективной упаковки, дав ей математическое обоснование.

В первой половине XX века было трое ученых, чьи работы были важны для развития теории филлотаксиса. Это Кирх (Church, 1904), Ван Итерсон (Iterson, 1907) и Ричардс (Richards, 1948).

Кирх (1904) взял растущий кончик стебля, срезал его под прямым углом и сделал рисунок структуры, которая получила название центрального изображения. Оно широко встречается в литературе наряду с цилиндрическим изображением. Кирх попытался объяснить переходы между моделями, в т.ч. вопрос прерывистости переходов. Прерывистый переход от супративной к спиральной модели поднимает много теоретических вопросов, которые хотя и изучались на описательном (Guedes, Dupuy, 1983), экспериментальном (Meisenheimer, 1982) и теоретическом (Dounady, Couder, 1996) уровнях, оставляют эту проблему открытой как для ботаников, так и для математиков.

Кирх заменил цилиндрическую модель расположения листьев на побеге точками внутри диска. Он отклонил идею генетической спирали и утверждал, что именно парастихи фундаментальны. Отклоняя простые цилиндрические модели в пользу центрального изображения, Кирх преобразовал простые геометрические отношения в более сложные (из-за присутствия логарифмических функций). В целом же центральное представление Кирха и цилиндрическое Бравэ математически эквивалентны.

Последователем Кирха по изучению центрального изображения был Ричардсон (1948). Он ввел индекс листорасположения, построенный на последовательности Фибоначчи, который, однако, не применим для случаев, выраженных другими последовательностями. Ричардсон пытался изучать филлотаксис в трехмерном пространстве, что усложнило модели, хотя филлотаксис можно изучать как двухмерную модель без потери информации.

Ван Итерсон (1907) построил модель плотно упакованных примордий вокруг цилиндра. Он предложил уравнение, которое, однако, могло решаться только последовательностью приближений. Но исходя из этого уравнения, ему удалось построить фазовое пространство, которое показывало отношение между углом дивергенции, длиной междоузлия и парой видимых парастих. Как считают Адлер, Барабе, Жан (1997) диаграмма фазового пространства Ван Итерсона может считаться символом филлотаксиса. Ван Итерсон наиболее близко подошел к раскрытию наиболее важных закономерностей филлотаксиса, однако трудоемкость математической обработки материалов и отсутствие в его время компьютеров не позволило ему глубоко рассмотреть этот вопрос.

Шоут (Schout, 1913) выдвинул химическую теорию появления филлотаксиса на конусе нарастания, предположив, что примордии выделяют ингибитор, что предотвращает слишком близкое появление нового примордия и определяет его место. Исходя из гипотезы влияния химических веществ – морфогенов, Тьюрингом (Turing, 1952) была разработана теория самоорганизации фил-

лотаксиса. Он построил модель, в которой ингибитор и активатор, взаимодействуя между собой, создают упорядоченную структуру концентрации морфогенов и индуцируют упорядоченный морфогенез. Однако модель Тьюринга плохо согласуется с последовательным появлением примордий на конусе нарастания. Интересно, что данная работа Тьюринга (1952) стала одной из первых работ по теории самоорганизации, которая впоследствии получила название синергетики.

Кроме описательных и теоретических работ в истории филлотаксиса есть и экспериментальные работы (Snow, Snow, 1931; Wardlaw, 1949; Meisenheimer, 1981, 1982). Они показали, что листорасположение растущего растения может быть изменено хирургическим и химическим вмешательством.

Р. и М. Сноу (M.Snow, R.Snow, 1935), проводя экспериментальные исследования, расщепили по вертикали верхушку растения с накрест супротивными листьями и обнаружили у двух регенерировавших побегов однорядное спиральное листорасположение. Также им удалось изменить листорасположение, нанося ауксин на верхушку побега (Snow, Snow, 1937). Швабе (Schwabe, 1971) показал, что возможно изменить листорасположение путем химической обработки.

Гипотеза, выдвинутая Шоутом (Schoute, 1913), предполагает, что листовой зачаток стремится подавить развитие других зачатков вблизи него, по-видимому, подобно тому, как почка, выделяя ауксины, подавляет рост других почек. Однако Р. и М. Сноу (1952) проводили опыты, в которых удаляли самый молодой из существующих зачатков в конусе нарастания и определяли положение зачатков, возникших после этого. Во всех случаях эти зачатки занимали место, на котором они и должны были бы появиться; это говорит о том, что их положение не зависит от удаленного зачатка и какого-то тормозящего влияния с его стороны.

То, что зачатки развиваются независимо от стимулирующего или тормозящего влияния соседних, показано также в опытах Вордло (Wardlaw, 1949). Он выделял радиальными надрезами участок, на котором должен был появиться следующий зачаток ряда, фактически изолируя его от физиологического контакта с уже образовавшимися зачатками. Зачаток на этом участке развивался нормально.

Согласно второй гипотезе, считается, что зачатки не развиваются, пока нет достаточного, доступного для них свободного пространства. Она подтверждена опытами Р. и М. Сноу (1962), которые изолировали двумя радиальными надрезами большую часть, но не весь участок, на котором должен был образоваться расположенный через один от последнего зачаток. В этом случае между надрезами ничего не образуется, хотя участок продолжает расти и в остальных отношениях остается нормальным. Они объясняют этот результат тем, что доступный теперь участок слишком мал для образования зачатка.

Обсуждая имеющиеся гипотезы, Э.Синнот (1963) отмечал, что остается нерешенной важная морфогенетическая проблема о том, что обуславливает возникновение определенных зачатков в определенном месте и в определенное время. Синнот говорил, что хотя механические и химические факторы, несо-

мненно, играют роль в распределении зачатков, как и во всех морфогенетических процессах, но, по-видимому, слишком простым будет объяснение, что их распределение определяется действием соседних зачатков, наличием “первого доступного пространства” или тормозящим влиянием других зачатков. Он считал более логичным рассматривать проблему распределения зачатков в конусе нарастания как еще один пример саморегулирующейся биологической системы, в которой за органическую форму могут быть ответственны генетические факторы, тонкая структура протоплазмы или что-либо иное. По прошествии 30 лет А.А.Паутов (1993) отмечал, что, несмотря на большое число публикаций, механизм, обеспечивающий регулярное расположение листьев на побеге, до сих пор не ясен.

Таким образом, несмотря на наличие большого ряда исследований и гипотез, остался неясным механизм возникновения нового зачатка согласно структуре листорасположения. Предполагается, что роль в определении места появления нового зачатка могут играть как физические, так и химические факторы. Сонли (Thornley, 1975) отмечал, что имеется два подхода к филлотаксису: первый из них описывается как теория поля и предполагает действие химических факторов, второй как теория упаковки – он предполагает механическое воздействие. Самим Сонли (1975) была предложена математическая модель, в которой на основании изменения концентрации морфогена, выделяемого уже заложившимися зачатками, объясняется заложение нового зачатка в соответствии с углом Фибоначчи. Делается вывод, о способности теории химического поля объяснить листорасположение, и поиск агента поля считается заслуживающим внимания.

Одним из важнейших вопросов теории филлотаксиса была разработка методики нахождения угла дивергенции. Если при наличии четко видимой генетической спирали и ортостих этот вопрос решался просто, то перейти от парастих к углу дивергенции не удавалось многие столетия, более того длительный период сама возможность этого ставилась под сомнение (Tait, 1872; Sachs, 1882; Thompson, 1917; Plantefol, 1950).

Современный период самый короткий, но он содержит наибольшее количество важных событий в истории исследования листорасположения и наибольшее количество публикаций. Этот период отличается всемирными исследованиями филлотаксиса. Стали уделять большое внимание математическому направлению, относительно до этого слабо развитому. Публикации по математическому листорасположению включают работы: Coxeter (1972), Adler (1974, 1977 a), Thornley (1975), Williams (1975), Ridley (1982), Erickson (1983), Marzec и Kappraff (1983), Jean (1984, 1994), Jean и Varabe (1997) и Thornley и Johnson (1990). Известный вклад внесли кристаллографы Rivier (1986, 1988), Mackay (1986), и Rothen и Koch (1989a, b), сравнивших модели листорасположения с кристаллами. Есть работы физиков (Bursill, 1990; Douady и Couder, 1992; Levitov, 1991 a, b). Среди работ наиболее заслуживающих внимания: Meicenheimer (1982, 1987), Rutishauser (1982), Carr (1984), Schwabe (1984), Roberts (1987), Zagorska-Marek (1987, 1994), Niklas (1988), Palmer и Hernandez, (1988 a, b), Bursill

и Xu Dong (1989), Lyndon (1990), Sattler (1990, 1992), van der Linden (1990), Green (1991, 1992), Ryan, Rouse и Bursill (1991), Dixon (1992), Battjes и др. (1993) и Green и др. (1996).

В современный период особое значение имеет работа Адлера (1974, 1977), который вывел так называемую фундаментальную теорему филлотаксиса и фактически разработал методику определения диапазона угла дивергенции по паре четко выделяемых парастих. Фундаментальная теорема была усовершенствована Джаном (1984). Им были также предложены более простые алгоритмы (Jean, 1994). Появление фундаментальной теоремы значительно продвинуло вперед как теорию филлотаксиса, так и возможности его изучения в природе. Однако данная теорема не описывает всего теоретически возможного многообразия филлотаксиса, более того некоторые найденные в природе четко выделяемые пары парастих были признаны за ошибки наблюдений по причине невозможности описания их фундаментальной теоремой. Позднее была предложена другая оригинальная методика (Брынцев, 2000), позволившая значительно увеличить точность определения углов дивергенции.

Отечественные работы по филлотаксису относятся главным образом к современному периоду. Их гораздо меньше по сравнению с зарубежными, и они не в полной мере используют наработки мировой научной мысли по этому вопросу. К сожалению, в учебниках для высших учебных заведений по морфологии растений, даже в самых новых и самых лучших, филлотаксису уделяется очень мало внимания и часто приводятся неполные или давно устаревшие взгляды.

Особенности листорасположения и связь их с числами Фибоначчи изложены А.Г.Араратяном (1967), Л.В.Белоусовым (1976), Д.Л.Вейзе (1996).

Э.А. Петров (1993, 1997) предложил описывать филлотаксис у растений набором расчетных неэмпирических инвариантов. Считая явление филлотаксиса универсальным, Э.А. Петров (1993) предполагает возможность простого математического неэмпирического его описания.

Л.В.Белоусов (1987) дал математически четкое определение генетической спирали следующим образом. Линейная последовательность расположения зачатков на побеге однозначно соответствует временной последовательности их возникновения на конусе роста. Если зачатки возникли одновременно, то и расположены на одном апикобазальном уровне. Зачатки  $a, b, c \dots$  называют последовательными, если их расстояние до центра конуса  $r_a, r_b, r_c, \dots$  таковы, что на конусе не найдется зачатка  $n$ , для которого  $r_a < r_n < r_b, r_b < r_n < r_c$  и т.п. Иными словами, спираль наиболее пологая из всех возможных, получаемая при соединении зачатков, – это генетическая спираль.

А.А.Паутов (1993) считал, что листообразовательная функция принадлежит ортостихам. Однако существование ортостих оспаривалось рядом исследователей. Так Чёрч (1920, цитируется по Синноту, 1963), обнаружил, что на поперечном разрезе почки в расположении зачатков листьев совсем не видно ортостих, так как ни один зачаток не возникает точно над нижележащим.

А.В.Хохрин (1984) сделал эмпирическое обобщение, что чем толще по-

бег и короче междоузлия, тем больше образуется парастих. Однако по приводимой им формуле зависимости количества парастих от угла их наклона, диаметра побега и расстояния между рядами по вертикали, нельзя рассчитать, какие парастихи будут видно на том или ином побеге.

Количество четко выделяющихся парастих часто использовали для характеристики растительных объектов (Лигачев, 1962; Правдин, 1964; Бобров, 1978). Однако отсутствие четкости в общих знаниях о спиральном листорасположении часто приводило к досадным неточностям.

Спирали любой рядности проходят цикл – один оборот, который включает в себя определенное количество листьев. Ф.А.Чепик (1982) определил, что в двухрядном цикле их, как правило, пять, в трехрядном – семь. Он также указал, что число дочерних почек в одном обороте спирали пятирядных парастих сосны обыкновенной равно 11.

В настоящее время изучение филлотаксиса фактически стало междисциплинарным явлением. В нем принимают участие математики, физики, химики, ботаники, кристаллографы и др. Вопросы филлотаксиса это вопросы не только ботаники, но также общей и теоретической биологии. Его значение простирается и далее к пониманию общих законов формообразования.

В то же время можно сделать заключение, что, несмотря на широкое обсуждение, полной ясности в данном вопросе нет, а приводимые данные нередко противоречат друг другу. Большинство авторов сходятся в одном: структура расположения боковых элементов на побегах, шишках и в почках одинакова, и подчинена строгим геометрическим закономерностям. Последнее позволяет построить модель побега и с ее помощью изучать особенности его морфологии.

## 2. Закономерности филлотаксиса

### 2.1 МОДЕЛИРОВАНИЕ ФИЛЛОТАКСИСА

#### 2.1.1 Построение модели

В основу исследований легла созданная автором компьютерная модель, представляющая собой развертку цилиндрического стебля, на котором, в зависимости от значений переменных, рассчитывалось местоположение структурных элементов (листьев). Основой наших рассуждений является то, что главным в расположении листьев на побеге является генетическая спираль. За аксиому было принято то, что на элементарном побеге с нормальным развитием значение угла дивергенции не изменяется.

Модель строилась по генетической спирали, место нахождения листа определялось исходя из угла дивергенции (в частях окружности) и относительной длины междоузлия (отношение длины междоузлия к диаметру стебля).

Генетическая спираль, парастихи и ортостихи образуются боковыми элементами побега. На модели элемент – это точка, на побеге – лист, брахибласт, ауксибласт, чешуйка и др., в общем, все то, что подчиняется законам филлотаксиса.

Результаты моделирования выводились в виде таблицы координат или графического изображения (рис. 2.1).

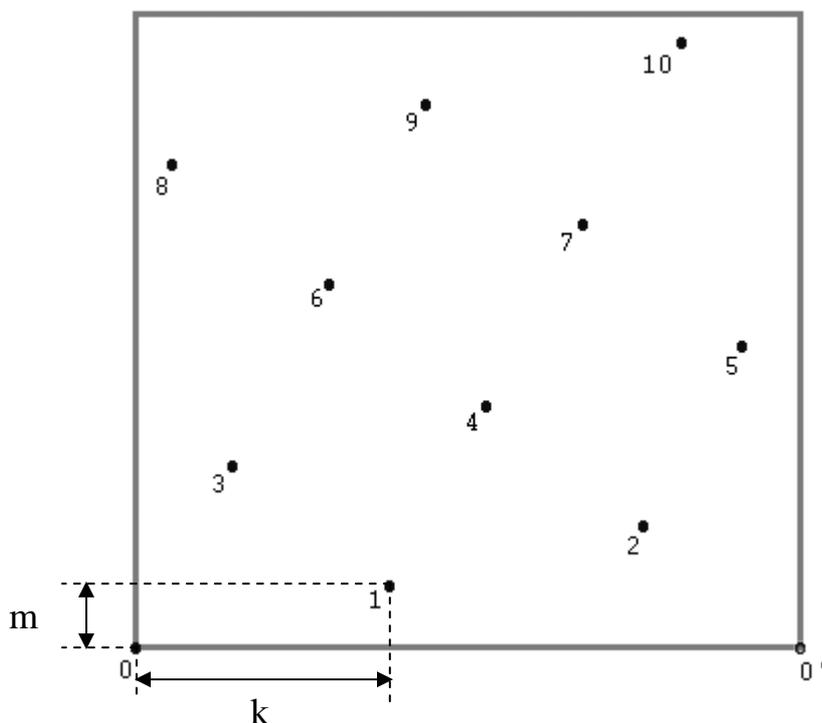


Рис. 2.1 Графическое представление цилиндрической модели (развертки побега) с одной генетической спиралью;  $k$  – угол дивергенции,  $m$  – длина междоузлия; элементы пронумерованы по генетической спирали

Модель позволяет рассмотреть, как филлотаксис на побеге зависит от угла дивергенции и как он изменяется при неравномерном вытягивании побега (изменении относительной длины междоузлия).

Уже серия графических изображений много дает для понимания закономерностей филлотаксиса, но модель также позволяет получить многие важные характеристики в цифровой форме. Зная координаты каждой точки на развертке цилиндра, несложно было составить алгоритмы расчета количества элементов в цикле парастих, рассчитать расстояния между элементами.

Построенная нами модель относится к разряду вычислительных или имитационных моделей. Она является одновременно и средством, и объектом исследования. Изменяя значения переменных, мы изучали свойства модели, проверяя полученные результаты на натуральных объектах. Проверка модели проводилась на массовом материале – на побегах сосны обыкновенной и сосны кедровой сибирской в лесных питомниках и лесных культурах Московской обл., шишках ели европейской.

Модель была написана автором на языке VBasic. Интерфейс и листинг одной из моделей приведены в приложении 1.

### 2.1.2 Примеры моделей филлотаксиса

Приведем несколько примеров графического изображения моделей (рис. 2.2, 2.3, 2.4).

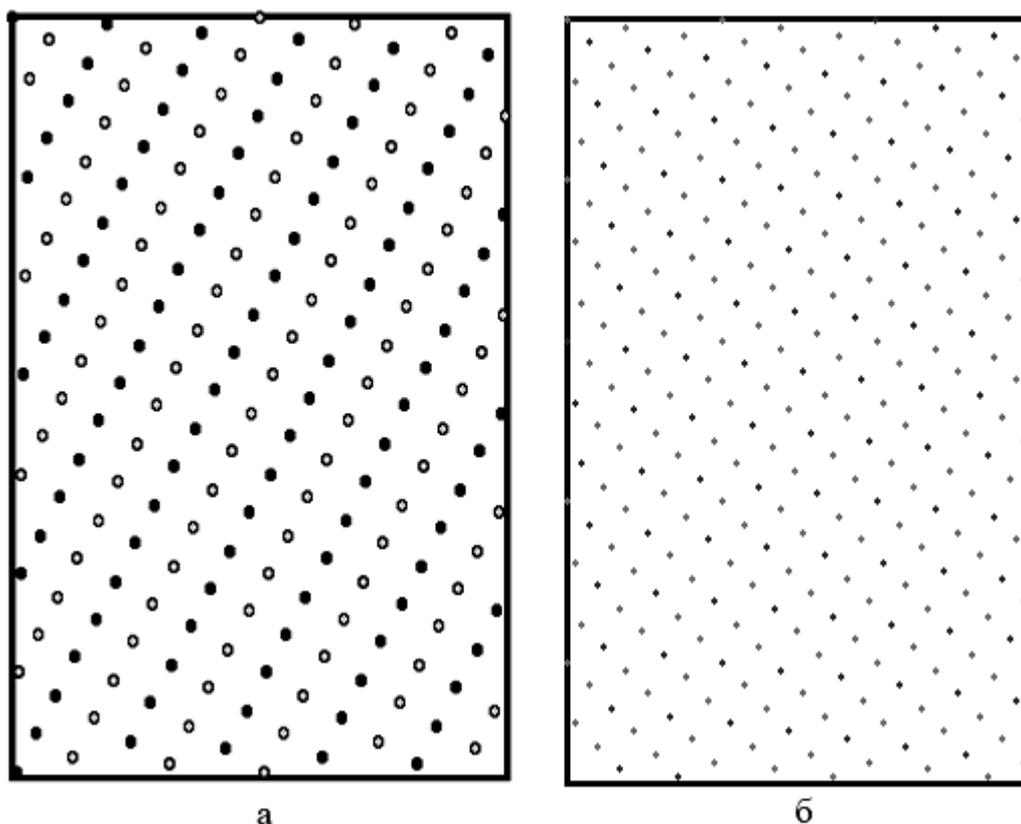


Рис. 2.2 Модели: а – с двумя, б – тремя генетическими спиралями (в оригинале каждый из трех рядов выделяется своим цветом)

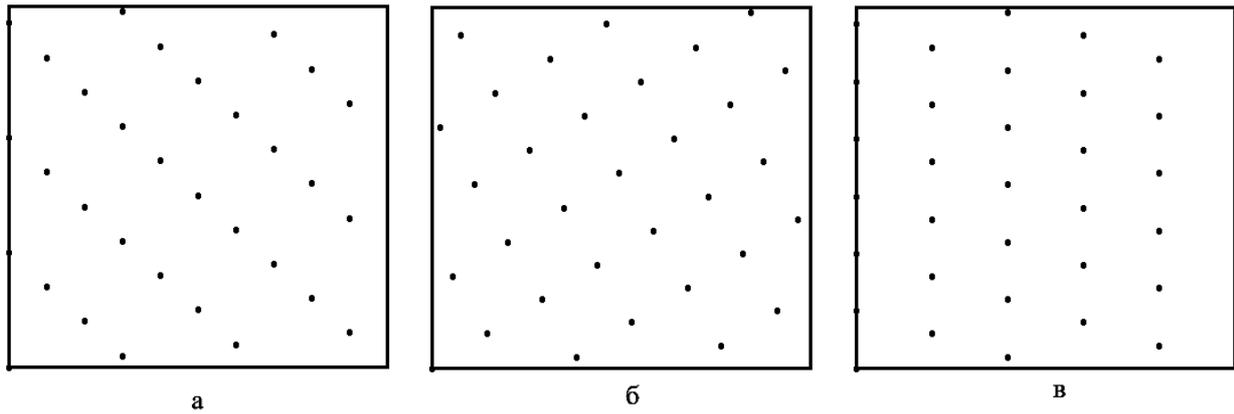


Рис. 2.3 Односпиральные модели с разными значениями угла дивергенции: а – 0,3; б – 0,382; в – 0,4 (относительная длина междоузлия – 0,1)

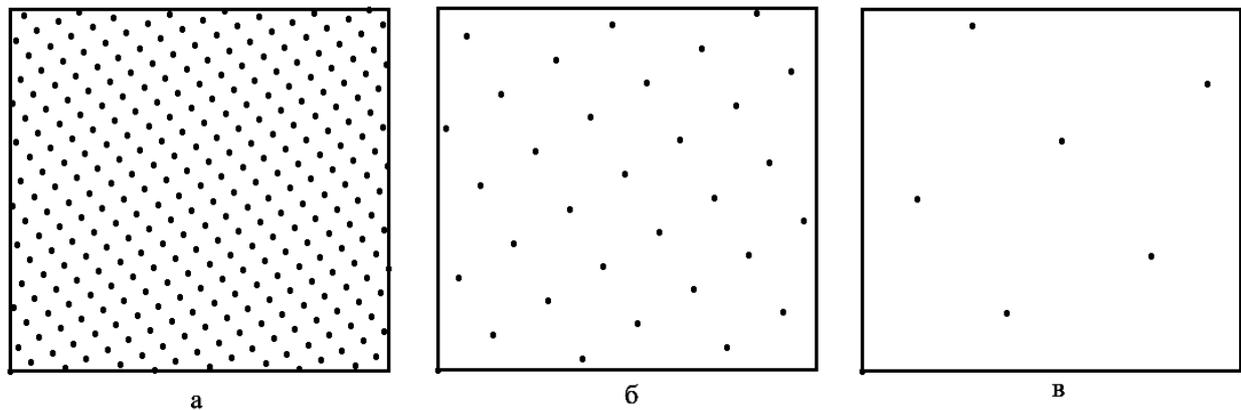


Рис. 2.4 Односпиральные модели с разными значениями относительной длины междоузлия: а – 0,01; б – 0,1; в – 0,5 (угол дивергенции – 0,382)

Таким образом, простые модели, построенные на компьютере, позволяют увидеть все разнообразие филлотаксиса и изучить его закономерности.

## 2.2 ВИДИМЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ФИЛЛОТАКСИСА

### 2.2.1 Четко выделяемые парастихи

Интерес исследователей к филлотаксису часто начинался с четко выделяемых парастих, увиденных на побеге или шишке. Четко выделяемых парастих, как правило, две, и они имеют противоположную изомерию. На растущем преформированном побеге (т.е. побеге, структура которого полностью заложена уже в почке, например у сосны) пары видимых парастих с ростом изменяются. Причем видимые парастихи часто представляют из себя рекуррентный ряд, например такой как ряд Фибоначчи: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 ... В таких рядах каждый последующий член является суммой двух предыдущих.

Четко выделяемые парастихи можно непосредственно видеть и изучать на растении.

Парастихи вызвали много вопросов, в том числе: почему одни парастихи видны на побеге, а другие не видны; почему при росте становятся видимыми другие парастихи, причем из определенного математического ряда, а парастихи другой рядности не появляются.

Изучение моделей показало, что, вне зависимости от значений длины, ширины побега и количества элементов, все парастихи из ряда присутствуют на побеге, но видимы в данный момент только две. От параметров побега зависит визуальное выделение тех или иных парастих. На рис. 2.5 (а-г) показан растущий участок побега с одинаковым количеством элементов.

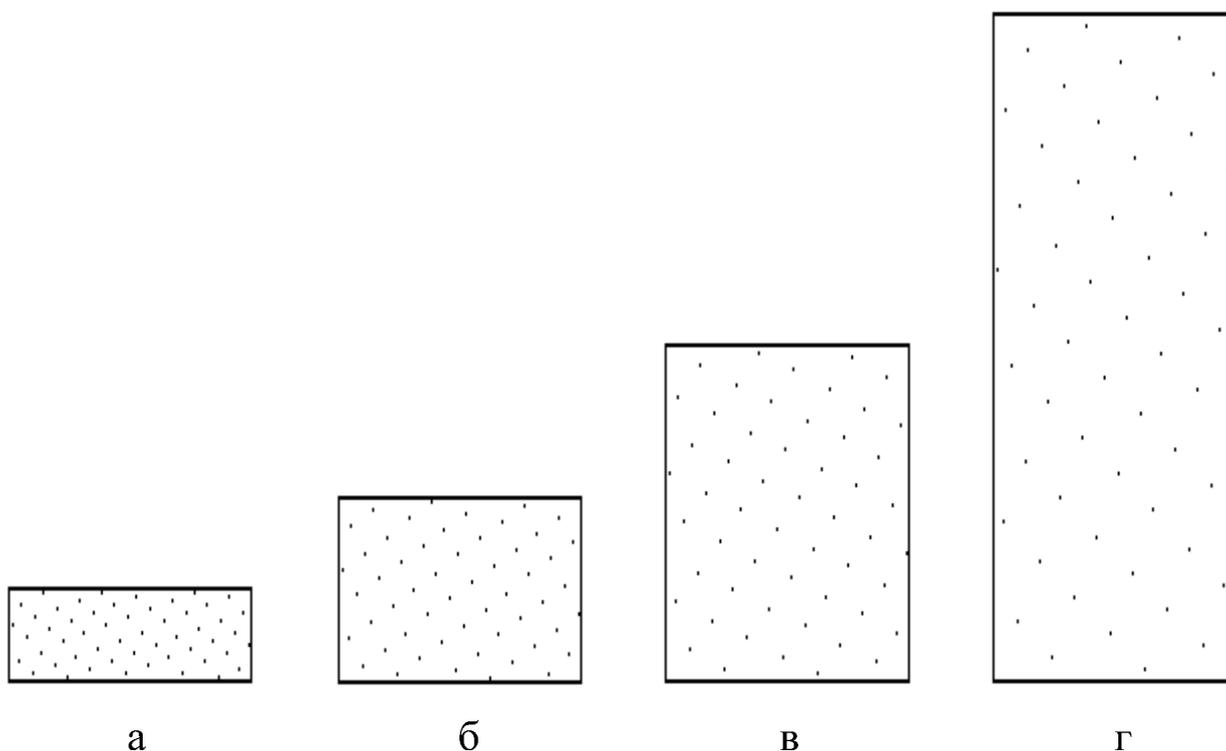


Рис 2.5 Выделение парастих в зависимости от растяжения побега по длине (а-г); число элементов (листьев) - 55, угол дивергенции - 0,382, диаметр - 10мм

При этом визуально на побеге выделяются следующие ряды парастих: а) 8/13, б) 5/8, в-г) 3/5. Дальнейшее растяжение побега по высоте приводит к выделению 2-рядных парастих и генетической спирали.

Растяжение по диаметру дает эффект, обратный растяжению по высоте. Поэтому на тонких боковых побегах четко выделяются двухрядные парастихи и генетическая спираль, в то время как на апикальном побеге закончившим рост – трех- и пятирядные. На растущем апикальном побеге в фазе обособления хвоинок в чехлики трехрядные парастихи выделить крайне трудно, зато видны пяти- и восьмирядные парастихи. Таким образом, количество выделяемых парастих находится в прямой зависимости от диаметра и количества элемен-

тов и в обратной от длины побега. В тех случаях, когда растяжение по диаметру неравномерное, как это часто бывает у шишек, в разных ее частях можно выделить разное количество парастих от 2/3 в узкой части до 13/21 в широкой. На конусовидно-уплощенных растительных объектах (соплодие подсолнечника и др.), передвигаясь от центра (точки роста) к периферии, можно увидеть парастихи от самой низшей 1-рядной (генетической) спирали до парастих очень высокой рядности, что связано с изменением диаметра.

При растяжении побегов по длине и диаметру расстояния между отдельными элементами изменяются неравномерно. В таблице 2.1 показаны ряды парастих, которые будут выделяться на побеге в зависимости от диаметра и количества метамеров на 1 см длины побега. Из таблицы видно, что чем больше элементов (листьев) на 1 см побега и чем больше диаметр, тем парастихи большей рядности видны на побеге.

Таблица 2.1. Выделение рядов парастих с наименьшим расстоянием между элементами

Диаметр, см	Четко выделяемые ряды парастих при количестве элементов на 1 см длины побега:									
	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
0,2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	2/3	2/3	2/3	2/3
0,4	1/2	1/2	1/2	2/3	2/3	2/3	2/3	2/3	3/5	3/5
0,6	1/2	1/2	2/3	2/3	2/3	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5
0,8	1/2	2/3	2/3	2/3	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5
1,0	1/2	2/3	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	5/8	5/8
1,2	1/2	2/3	3/5	3/5	3/5	3/5	3/5	5/8	5/8	5/8
1,4	2/3	2/3	3/5	3/5	3/5	3/5	5/8	5/8	5/8	5/8
1,6	2/3	2/3	3/5	3/5	3/5	5/8	5/8	5/8	5/8	5/8

На поверхности, близкой к цилиндрической, какой является стебель, рядность выделяемых парастих находится в прямой зависимости от диаметра стебля и количества боковых элементов и в обратной – от длины стебля.

На основании исследований установлено, что на побеге будут четко выделяться те парастихи, между элементами которых в данный момент наименьшее абсолютное расстояние. Для определения расстояния между двумя ближайшими членами в цикле парастих была выведена следующая формула:

$$R_n = \sqrt{\left(\frac{nl}{N}\right)^2 + (\pi d(nk - [nk]))^2}, \quad (1)$$

где  $R_n$  - расстояние между элементами в n-м цикле парастих, см;  $d$  - диаметр стебля, см;  $l$  - длина стебля, см;  $N$  - общее количество элементов на побеге;  $n$  - рядность парастих;  $k$  - угол дивергенции;  $[nk]$  - округленное до ближайшего целого произведение  $nk$ .

В таблицах 2.2, 2.3, 2.4 приведены примеры изменения расстояний между элементами в различных циклах парастих при угле дивергенции, близком к золотому сечению, при различных значениях длины, диаметра побега и количества брахибластов на побеге.

Таблица 2.2. Расстояние между последовательными членами в циклах парастих (см) при разном числе элементов на побеге

Рядность парастих	Число элементов в цикле парастихи	Число элементов (листьев) на побеге, шт						
		10	20	50	150	350	900	1500
1	3	1,56	1,30	1,22	1,20	1,20	1,20	1,20
2	-5	2,13	1,24	0,84	0,75	0,74	0,74	0,74
3	7	3,03	1,57	0,76	0,50	0,47	0,46	0,46
4	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-12	5,01	2,52	1,04	0,44	0,32	0,29	0,29
6	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-4	7,07	3,65	1,74	1,13	1,04	1,03	1,03
8	18	8,00	4,00	1,61	0,56	0,29	0,20	0,18
9	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-
11	5	11,02	5,54	2,29	0,97	0,71	0,65	0,64
12	-3	12,07	6,14	2,73	1,53	1,35	1,31	1,31
13	-30	13,00	6,50	2,60	0,87	0,39	0,18	0,14
14	3	14,04	7,08	3,01	1,44	1,16	1,10	1,10
15	-	-	-	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	-	-	-
17	3	17,07	8,64	3,74	1,92	1,62	1,56	1,55
18	-9	18,00	9,01	3,62	1,26	0,65	0,44	0,41
19	4	19,02	9,53	3,89	1,50	0,97	0,84	0,82
20	-	-	-	-	-	-	-	-
21	47	21,00	10,50	4,20	1,40	0,60	0,24	0,16

Примечание: Серым цветом выделены те значения, при которых парастихи данной рядности будут видны на побеге. Длина стебля - 10 см, диаметр стебля - 1 см, угол дивергенции - 0,381966; для каждого значения выделены два наименьших расстояния между брахибластами в цикле парастих, которые и будут выделяться визуально более четко. Прочерки поставлены в рядах, где имеет место перекрытие парастихами меньшей рядности.

Таблица 2.3. Расстояние между последовательными членами в циклах парастих (см) при разной длине стебля

Рядность парастих	Число элементов в цикле парастихи	Длина стебля, см						
		0,5	1	2	5	8	10	30
1	3	1,2	1,20	1,20	1,20	1,20	1,20	1,22
2	-5	0,74	0,74	0,74	0,74	0,75	0,75	0,84
3	7	0,46	0,46	0,46	0,47	0,49	0,50	0,76
4	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-12	0,28	0,29	0,29	0,33	0,39	0,44	1,04
6	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-4	1,03	1,03	1,03	1,05	1,09	1,13	1,74
8	18	0,18	0,18	0,21	0,32	0,46	0,56	1,61
9	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-
11	5	0,63	0,64	0,65	0,73	0,86	0,97	2,29
12	-3	1,31	1,31	1,32	1,37	1,46	1,53	2,73
13	-30	0,12	0,14	0,20	0,45	0,70	0,87	2,60
14	3	1,09	1,10	1,11	1,19	1,32	1,44	3,01
15	-	-	-	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	-	-	-
17	3	1,55	1,55	1,57	1,65	1,80	1,92	3,74
18	-9	0,40	0,41	0,46	0,72	1,04	1,26	3,62
19	4	0,81	0,82	0,85	1,03	1,30	1,50	3,89
20	-	-	-	-	-	-	-	-
21	47	0,10	0,16	0,29	0,70	1,12	1,40	4,20

Примечание: Серым цветом выделены те значения, при которых парастихи данной рядности будут видны на побеге. Число брахибластов - 150, диаметр стебля - 1 см, угол дивергенции - 0,381966; для каждого значения выделены два наименьших расстояния между брахибластами в цикле парастих, которые и будут выделяться визуально более четко. Прочерки поставлены в рядах, где имеет место перекрытие парастихами меньшей рядности.

Таблица 2.4. Расстояние между последовательными членами в циклах парастих (см) при разном диаметре стебля

Рядность парастих	Число элементов в цикле парастихи	Диаметр стебля, см						
		0,1	0,5	1	2	5	10	15
1	3	0,16	0,61	1,20	2,40	6,00	12,00	18,00
2	-5	0,21	0,42	0,77	1,50	3,71	7,42	11,13
3	7	0,30	0,38	0,55	0,96	2,31	4,59	6,88
4	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-12	0,50	0,52	0,57	0,76	1,50	2,88	4,28
6	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-4	0,71	0,87	1,24	2,17	5,17	10,27	15,39
8	18	0,80	0,80	0,82	0,87	1,19	1,92	2,75
9	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-
11	5	1,10	1,14	1,27	1,68	3,35	6,43	9,56
12	-3	1,21	1,37	1,78	2,88	6,65	13,14	19,66
13	-30	1,30	1,30	1,30	1,32	1,41	1,69	2,08
14	3	1,40	1,50	1,78	2,59	5,64	11,01	16,44
15	-	-	-	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	-	-	-
17	3	1,71	1,87	2,30	3,54	7,93	15,59	23,31
18	-9	1,80	1,81	1,84	1,96	2,66	4,31	6,14
19	4	1,90	1,94	2,06	2,49	4,47	8,31	12,28
20	-	-	-	-	-	-	-	-
21	47	2,10	2,10	2,10	2,10	2,13	2,20	2,33

Примечание: Серым цветом выделены те значения, при которых парастихи данной рядности будут видны на побеге. Число брахибластов - 150, длина стебля - 10 см, угол дивергенции - 0,381966; для каждого значения выделены два наименьших расстояния между брахибластами в цикле парастих, которые и будут выделяться визуально более четко. Прочерки поставлены в рядах, где имеет место перекрытие парастихами меньшей рядности.

Как видно из таблиц 2.2, 2.3, 2.4, визуально четко выделяемые на побеге парастихи характеризуют зависимость формы растительного объекта и числа, расположенных на нем структурных элементов. В процессе роста, при изменении формы объекта, будут четко выделяться парастихи разной рядности. Угол дивергенции же зависит от органогенеза в точке роста побега, и при росте побега, как по длине, так и по диаметру, значение его не изменяется.

При формировании нового элементарного побега на нем закладываются новые элементы (листья), при росте стебель изменяет свою длину и диаметр. величиной, которая отражает в себе все три переменных (длину, диаметр стебля и количество на нем листьев) является *относительная длина междоузлия*, которая является отношением длины междоузлия к диаметру стебля. В свою очередь, длина междоузлия (средняя) – это длина побега, деленная на количество метамеров (листьев). Относительная длина междоузлия для филлотаксиса универсальная переменная. Именно при ее изменении происходит замена одних четко выделяемых пар парастих на другие.

### 2.2.2 Количество элементов в циклах парастих

Ряды парастих представляют собой спирали вьющиеся вокруг стебля. Если элементов (листьев, чешуй) на побеге много, то эти спирали делают полный оборот – цикл. В этот цикл входит определенное число элементов (на побеге – листьев, на шишке – чешуй). Количество таких элементов в цикле можно подсчитать как на растении, так и на модели.

Изучение моделей показало, что количество элементов в одном обороте спирали парастихи изменяется в зависимости от угла дивергенции. Изменение угла дивергенции на несколько тысячных длины окружности приводит к изменению количества элементов в 3-, 5- и 8-рядных циклах (таблица 2.5). Как видно из таблицы 2.5, изменение угла дивергенции приводит к изменению количества элементов в цикле (одном обороте) парастих.

При росте стебля по длине и диаметру и изменении относительной длины междоузлия угол дивергенции и количество элементов в циклах генетической спирали и парастих не изменяются.

Таблица 2.5. Количество элементов в циклах парастих

Рядность парастих	Количество элементов в циклах парастих при углах дивергенции						
	0,378	0,379	0,380	0,381	0,382	0,383	0,384
1	3	3	3	3	3	3	3
2	5	5	5	5	5	5	5
3	8	8	8	7	7	7	7
5	10	10	10	11	12	12	13
8	42	32	25	21	18	16	14

Примечание: 1-рядная парастиха – генетическая спираль.

### 2.2.3 Критические точки и методы их расчета

Через все листья на побеге можно провести две противоположные спирали, угол дивергенции одной из них будет дополнять другую до  $360^\circ$  (Вейзе, 1996), а, следовательно, сумма их углов дивергенции будет равна 1. Однако только одну из них можно назвать генетической, это та спираль, которая имеет меньшее расстояние между последовательными элементами спирали. Исходя из этого, теоретические значения угла дивергенции могут находиться в интервале от 0 до 0,5.

Как для генетической спирали, так и для парастих любой рядности одновременно можно провести разнонаправленные ряды, однако брать в расчет следует также только те, у которых меньше расстояние между последовательными членами. В целом же и для генетической спирали, и для рядов парастих можно вывести общее правило, по которому они выделяются только в том случае, когда число элементов в их цикле больше или равно 3.

Изучение моделей показало, что для каждого ряда парастих имеются значения угла дивергенции, которые мы назвали критическими точками, при прохождении которых изменяется изомерия рядов парастих. В критических точках парастихи не имеют изомерии, т.е. не являются ни правыми, ни левыми.

Критические точки бывают двух видов – максимальные и минимальные. В максимальных критических точках число членов в циклах парастих равно бесконечности, т.е. оно не ограничивается самим циклом. На цилиндрической поверхности побега такие парастихи будут иметь вид параллельных вертикальных рядов. При значении угла дивергенции, близкого к максимальной критической точке, данные парастихи выделяются наиболее четко. Вид парастих в максимальной критической точке и при значении углов дивергенции, близких к ней, показан на рисунке 2.6.

В минимальных критических точках мы имеем равнозначную левую и правую спираль, число членов в циклах которых равно 2. Именно поэтому парастиха в своей минимальной критической точке не имеет изомерии. Поскольку число членов в цикле очень небольшое, в минимальных критических точках и при значении угла дивергенции, близкого к ним, выделение парастих крайне затруднительно.

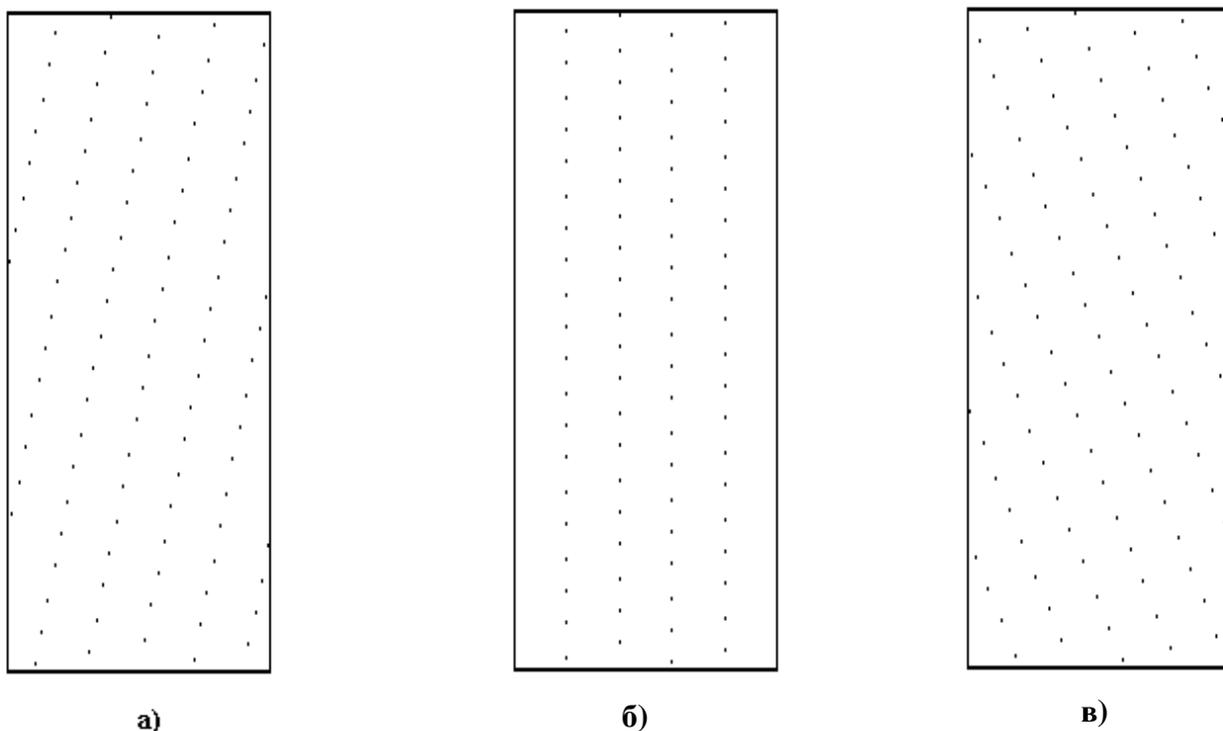


Рис.2.6 Изменение изомерии пятирядных парастих при прохождении максимальной критической точки. Значения угла дивергенции: а) 0,395; б) 0,4 (максимальная критическая точка, парастихи превращаются в ортостихи); в) 0,41. (На рисунке б один из вертикальных рядов совпадает с линией контура рисунка).

Таким образом, визуальное выделение парастих определенной рядности на растительных объектах во многом зависит от того, насколько близко значение угла дивергенции находится от критических точек парастих данной рядности.

Число критических точек у парастих равно числу рядности парастих плюс один. Так, для генетической спирали (которую можно рассматривать как “1-рядную парастиху”) их две – 0 и 0,5, для 2-рядной парастихи – 3, 3-рядной – 4, и т.д. Для всех рядов парастих критическими являются точки с углом дивергенции 0 и 0,5.

Для парастих различной рядности можно вычислить их критические точки. Значение угла дивергенции в критических точках определяется по следующей формуле:

$$k_m = \frac{0.5(m-1)}{n} \quad (2)$$

где  $k_m$  – значение угла дивергенции в критической точке  $m$ ;  $m$  – номер критической точки от 1 до  $n+1$ ;  $n$  – рядность парастих;

Критические точки с нечетными номерами являются максимальными, с четными – минимальными.

Таким образом, количество элементов в циклах парастих зависит от угла дивергенции. Это указывает на то, что угол дивергенции на побеге можно определить путем подсчета количества элементов в цикле (одном обороте) парастих.

На рис. 2.7 представлены графики зависимости количества элементов в циклах парастих при различных значениях угла дивергенции для генетической спирали и первых пяти рядов парастих рассчитанные по формуле 2, с учетом перекрытия рядов.

Отрицательные значения показывают, что изомерия парастих на данном промежутке не совпадает с изомерией генетической спирали. При приближении к максимальной критической точке количество элементов в цикле резко возрастает и стремится к асимптоте параллельной оси ординат и проходящей через максимальную критическую точку.

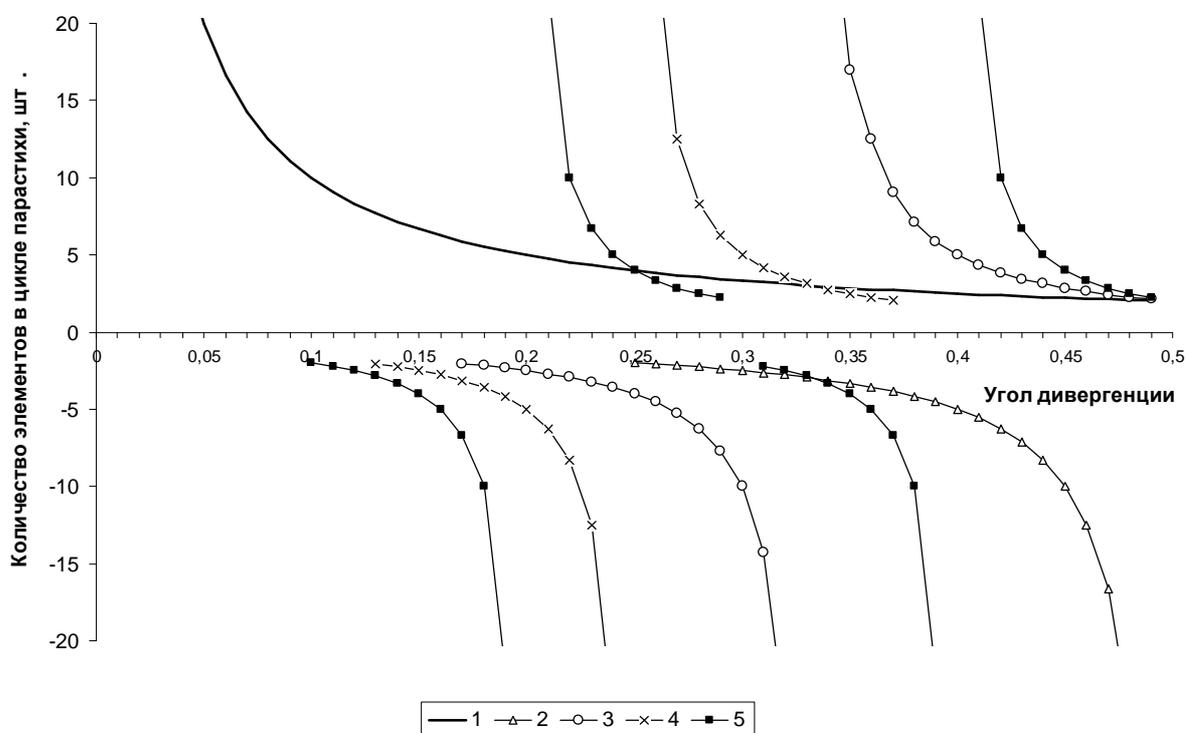


Рис. 2.7 Связь количества элементов в цикле генетической спирали и 2-, 3-, 4-, 5-рядных парастих с углом дивергенции (с учетом перекрытия рядов); 1 – генетическая спираль, 2, 3, 4, 5 – парастихи соответствующей рядности

Максимальная критическая точка может служить хорошей геометрической интерпретацией так называемого режима с обострением, которому уделяется много внимания в современной синергетике. При приближении к критической точке количество элементов в цикле парастихи увеличивается взрывоподобным образом. Конечно, в критической точке количество элементов не бесконечно, оно ограничивается длиной побега, но оно не ограничено циклом. Поведение точек на цилиндре – нелинейном пространстве, сходны с поведением нелинейных процессов с положительной обратной связью.

## 2.2.4 Перекрывание рядов парастих, определение перекрывающихся рядов

При каждом конкретном угле дивергенции на побеге видны парастихи, входящие в определенный математический ряд, парастихи же другой рядности, не входящие в этот ряд, на побеге четко не выделяются. Почему это происходит?

Одной из причин является перекрывание парастих, которое заключается в следующем.

Между критическими точками ряды парастих имеют левую или правую направленность. Анализ показал, что при совпадении изомерии может иметь место перекрывание парастих большей рядности кратными парастихами меньшей рядности. Так, 6-рядные парастихи могут перекрываться генетической спиралью (“1-рядная парастиха”), 2-рядными и 3-рядными парастихами, а 10-рядные – 1-, 2-, 5-рядными. В случае перекрывания, перекрытые парастихи отсутствуют, их невозможно выделить ни на побеге, ни на модели.

Для перекрывания парастих, кроме совпадения изомерии, необходимо наличие определенного числа членов в перекрывающихся рядах. Перекрывание будет иметь место в том случае, если выполняется условие:  $(|X|-1)n_a \geq n_c$ , где  $n_c$  – рядность парастихи, которая может быть перекрыта;  $n_a$  – рядность перекрывающейся парастихи;  $X$  – число членов в цикле перекрывающейся парастихи.

Пользуясь приведенной выше формулой, процесс вычисления перекрывающихся парастих можно достаточно легко автоматизировать, например, с помощью формульного аппарата современных электронных таблиц.

Перекрытые парастихи нельзя выделить ни на побеге, ни на модели. Однако есть ряды парастих, которые на побеге четко не выделяются (при данном угле дивергенции), но на модели их увидеть можно. Это парастихи, которые при данном угле дивергенции находятся близко к минимальной критической точке и имеют в своем цикле небольшое количество элементов. Элементы в этих парастихах не сближаются между собой до такой степени, чтобы парастиха стала выделяться четко. Всегда найдутся другие парастихи, которые будут видны лучше.

## 2.2.5 Парастихи и ортостихи

Кроме парастих на побегах могут выделяться ортостихи – строго вертикальные ряды (Синнот, 1963). Расположение по ортостихам обычно выражают дробью  $m/k$  (например:  $1/3$ ,  $2/5$ ,  $3/8$ ), в числителе которой обозначается число оборотов по генетической спирали, а в знаменателе – число членов ряда, которые расположены по генетической спирали до того члена, который находится точно над (или под) первым. Он является началом нового цикла. Ортостихи легко выразить в виде приведенной выше дроби лишь для тех растительных объектов, где визуально четко выделяется генетическая спираль.

Достаточно широкая изменчивость угла дивергенции показывает, что появление ортостих (строго вертикальных рядов) является лишь частным случаем в структуре расположения метамеров на побеге.

Рассмотрение ортостих с точки зрения общих закономерностей филлотаксиса показало, что ортостихи – это не что иное, как парастихи в максимальных критических точках. При этом знаменатель  $k$  в приведенной выше дроби есть не что иное, как рядность парастихи, которая находится в максимальной критической точке. Разделив у ортостих числитель дроби на знаменатель, мы получим значение угла дивергенции для данного листорасположения. Методика расчета критических точек и значения угла дивергенции в них была приведена выше.

Если для максимальной критической точки в формуле (1) вычислить числитель и записать полученное в виде простой дроби, то эта дробь будет не что иное, как дробь, характеризующая ортостиху. Если полученную дробь можно упростить, то это говорит о наличии перекрытия парастих, причем парастиха, рядность которой стояла в знаменателе, до упрощения перекрывается той парастихой, рядность которой соответствует значению знаменателя дроби после упрощения. Поясним сказанное на примере. Рассчитаем значение пятой (максимальной) критической точки у 6-рядной парастихи.

$$P_5 = \frac{0,5(5-1)}{6} = \frac{2}{6} = \frac{1}{3}$$

Из полученного результата можно сделать вывод, что в данной точке 6-рядная парастиха перекрыта 3-рядной парастихой.

Пример появления ортостихи показан на рис. 2.8.

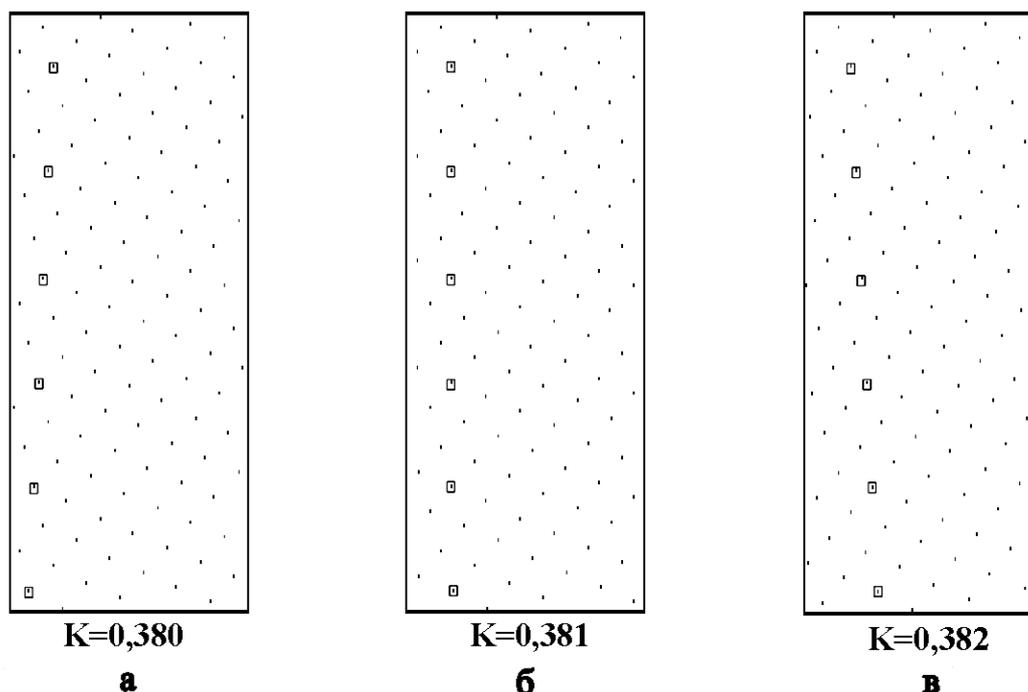


Рис. 2.8 Зависимость появления ортостих от угла дивергенции: б – ортостихи есть; а, в – ортостих нет ( $K$  – угол дивергенции)

Следует отметить, что ортостихи, имеющие одинаковое количество рядов могут появляться при разных углах дивергенции. Поэтому посчитать, что у того или иного кактуса 12 или 13 ортостих недостаточно для определения угла дивергенции. Придется отыскивать парастихи и определять угол дивергенции по методике приведенной в главе 2.3.5. В таблице 2.6 приведены углы дивергенции, которые соответствуют разному количеству рядов ортостих.

Таблица 2.6. Значение возможных углов дивергенции при разном количестве ортостих

Количество рядов ортостих	Углы дивергенции
2	0,5
3	0,3(3)
4	0,25
5	0,2; 0,4
6	0,16(6)
7	0,1429; 0,2857; 0,4286
8	0,125; 0,375
9	0,1(1); 0,2(2); 0,4(4)
10	0,1; 0,3
11	0,09; 0,18(18); 0,27(27); 0,36(36); 0,45(45)
12	0,083(3); 0,416(6)
13	0,0769; 0,1538; 0,2308; 0,3077; 0,3846; 0,4615

## 2.3 НАХОЖДЕНИЕ ОСНОВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИЛЛОТАКСИСА

### 2.3.1 Основные характеристики филлотаксиса

Основными характеристиками филлотаксиса являются: количество генетических спиралей (листьев в одном узле), изомерия генетической спирали и угол дивергенции. Встает вопрос, как, имея видимые проявления филлотаксиса, определить его основные характеристики.

Методика определения количества генетических спиралей по четко выделяемым парастихам была предложена братьями Бравэ еще в первой половине 19-го века (Bravais, Bravais, 1837). Наименьший общий делитель для пары четко выделяемых парастих и будет количеством генетических спиралей.

Процедура вычитания, описанная в главе 1.2, дает возможность определить изомерию генетической спирали.

Главной же характеристикой филлотаксиса является угол дивергенции. Впервые методика его определения по четко выделяемым парастихам была разработана только в конце XX века (Adler, 1974, 1977; Jean, 1994). Однако в этой методике не был задействован один из важнейших эмпирически определяемых параметров – количество элементов в цикле парастих. Это снижало

точность данной методики. Исследование построенных нами моделей позволило изучить закономерности филлотаксиса и разработать новую методику его определения, основанную на подсчете количества элементов в цикле парастих.

### 2.3.2 Определение числа элементов в циклах парастих по углу дивергенции.

Имеющаяся связь между углом дивергенции и числом членов в цикле парастих позволяет определить угол дивергенции на побегах с высокой точностью. Поэтому актуальной задачей является разработка методов расчета числа членов в циклах парастих при разных углах дивергенции. Для этой цели сначала проводится расчет длины цикла парастих по приведенной ниже формуле:

$$x = \frac{1}{nk - [nk]}, \quad (3)$$

где  $x$  – число, модуль которого равен длине цикла парастих, выраженной в расстояниях между ближайшими членами в этих рядах (знак указывает на изомерию парастихи);  $n$  – рядность парастихи;  $k$  – угол дивергенции;  $[nk]$  – произведение  $nk$ , округленное до ближайшего целого.

Для того чтобы определить число членов в циклах парастих, значение  $x$  округляется до ближайшего большего по модулю числа (т.е. 1,2 округляется до 2, а -1,2 до -2). Знак перед  $x$  показывает на изомерию парастихи. Если знак положительный, то данная спираль по направлению совпадает с генетической, если отрицательный, то противоположна ей.

Число членов в первых 21 ряде парастих при различных углах дивергенции, близких к золотому сечению, приведено в таблице 2.7.

Неокругленное значение  $x$  может применяться при натуральных исследованиях. Если первый член следующего цикла располагается точно под первым членом предыдущего цикла, то  $x$  при расчете получается целым числом. Однако часто начало следующего цикла смещено, в этом случае неокругленное значение  $x$  будет меньше целого числа, причем настолько, насколько смещено начало цикла. Так, неокругленное значение  $x = 4,4$  будет говорить о том, что в цикле 5 членов, а начало следующего цикла смещено на 0,6 или на 60%. Неокругленное значение  $x$  помогает в ряде случаев точнее определить угол дивергенции у конкретных растительных объектов.

На основании формулы (3) были составлены таблицы для определения углов дивергенции, которые приведены в приложениях 2-5.

В качестве примера приведем определение угла дивергенции на побеге, обнаруженном нами в географических культурах сосны кедровой сибирской в Солнечногорском лесхозе Московской области, в варианте из Читинской области (таблица 2.8). Обследование побега показало, что в 1-рядной (генетической спирали) он имеет 4 брахибласта, трехрядной парастихе – 6, а четырехрядной – 9. В таблице 2.8 приведены значения углов дивергенции с точностью до 11 знака после запятой.

Таблица 2.7. Число элементов в циклах парастих в зависимости от угла дивергенции

Ряд- ность пара- стих	Угол дивергенции							
	0,381		0,382		0,383		0,384	
	значе- ние х	число элемен- тов	значе- ние х	число элемен- тов	значе- ние х	число элемен- тов	значе- ние х	число элемен- тов
1	2,6	3	2,6	3	2,6	3	2,6	3
2	-4,2	-5	-4,2	-5	-4,3	-5	-4,3	-5
3	7,0	7	6,8	7	6,7	7	6,6	7
4	-2,1	-	-2,1	-	-2,1	-	-2,2	-
5	-10,5	-11	-11,1	-12	-11,8	-12	-12,5	-13
6	3,5	-	3,4	-	3,4	-	3,3	-
7	-3,0	-4	-3,1	-4	-3,1	-4	-3,2	-4
8	20,8	21	17,9	18	15,6	16	13,9	14
9	2,3	-	2,3	-	2,2	-	2,2	-
10	-5,3	-	-5,6	-	-5,9	-	-6,2	-
11	5,2	6	5,0	5	4,7	5	4,5	5
12	-2,3	-3	-2,4	-3	-2,5	-3	-2,6	-3
13	-21,3	-22	-29,4	-30	-47,6	-48	-125,0	-125
14	3,0	3	2,9	3	2,8	3	2,7	3
15	-3,5	-	-3,7	-	-3,9	-	-4,2	-
16	10,4	-	8,9	-	7,8	-	6,9	-
17	2,1	3	2,0	3	-2,0	-3	-2,1	-3
18	-7,0	-8	-8,1	-9	-9,4	-10	-11,4	-12
19	4,2	5	3,9	4	3,6	4	3,4	4
20	-2,6	-	-2,8	-	-2,9	-	-3,1	-
21	1000,0	1001	45,5	46	23,3	24	15,6	16

Таблица 2.8. Пример определения угла дивергенции

Ряд- ность пара- стих	Угол дивергенции			
	0,2777777778		0,2777777777	
	значение x	число элемен- тов	значение x	число элемен- тов
1	3,6	4	3,6	4
2	-2,3	-3	-2,2	-3
3	-6,0	-7	-6,0	-6
4	9,0	9	9,0	10
5	2,6	3	2,3	3
6	-3,0	-	-3,0	-
7	-18,0	-19	-18,0	-18
8	4,5	-	4,5	-
9	-2,0	-	2,0	3
10	-4,5	-5	-4,5	-5
11	18,0	18	18,0	19
12	3,0	-	3,0	-
13	-2,6	-3	-2,6	-3
14	-9,0	-	-9,0	-
15	6,0	6	6,0	7
16	2,2	-	2,3	-
17	-3,6	-4	-36,6	-4
18	24999997931,5	24999997932	-7142856551,9	-7142856552
19	3,6	4	3,6	4
20	-2,3	-	-2,2	-
21	-6,0	-	-6,0	-

Из таблицы 2.8 следует, что угол дивергенции данного побега равен 0,27(7), это бесконечная дробь с цифрой семь в периоде. Наиболее выделяющиеся парастихи будут составлять рекуррентный ряд 1, 3, 4, 7, 11, 18, ... и т.д., это уже не ряд Фибоначчи, другой рекуррентный ряд (последовательность Лукаса).

### 2.3.3 Определение угла дивергенции по числу членов в циклах парастих

Определение угла дивергенции у растений можно проводить с помощью предварительно рассчитанных таблиц, однако это можно сделать путем непосредственного расчета угла дивергенции по числу членов в циклах парастих.

Одно и то же число членов в циклах парастих может соответствовать разным значениям угла дивергенции, причем этих значений (в пределах от 0 до 0,5) будет столько (без учета перекрытий), какова рядность парастих (у двухрядных парастих их будет 2, у трехрядных 3 и т.д.). Так, например, у 4-рядной парастихи наличие в ее цикле 5 членов может быть при углах дивергенции, равным 0,05; 0,2; 0,3; 0,45, при этом реально может реализоваться только второе и третье значение, поскольку при первом значении 4-рядный цикл перекрывается генетической спиралью, а при последнем – 2-рядной парастихой. При значении угла дивергенции 0,2 четырехрядные парастихи направлены противоположно генетической спирали, а при 0,3 – так же, как генетическая спираль.

Учитывая, что одному значению числа членов в циклах парастих могут соответствовать несколько углов дивергенции, для определения последнего на растительном объекте требуется проводить расчет как минимум по двум рядам парастих.

Значения углов дивергенции по числу членов в цикле парастих можно вычислить по следующей формуле:

$$k_n = (a + \frac{1}{x}) / n, \quad (4)$$

где,  $k_n$  – угол дивергенции;  $n$  – рядность парастих;  $x$  – протяженность цикла парастих данной рядности, выраженная в расстояниях между ближайшими членами парастихи (определяется опытным путем);  $a$  – это целое число из ряда от 0 до  $n-1$  при  $x > 0$  и от 1 до  $n$  при  $x < 0$  ( $x > 0$ , если направление парастих совпадает с направлением генетической спирали, и  $x < 0$ , если не совпадает). При этом учитываются значения угла дивергенции в интервале от 0 до 0,5, а значения в интервале от 0,5 до 1 отбрасываются, т.к. фактически являются теми же коэффициентами и отражают удвоение вариантов при изменении изомерии генетической спирали. Углы дивергенции от 0 до 0,5 сонаправленных генетической спирали парастих соответствуют углам дивергенции от 0,5 до 1 противонаправленных парастих, а углы дивергенции от 0 до 0,5 противонаправленных парастих соответствуют углам дивергенции от 0,5 до 1 сонаправленных парастих.

При вычислении формулы значение  $x$  берется с соответствующим знаком. При проведении расчетов по данным полевых исследований можно принимать за  $x$  число элементов в цикле парастих, однако дробное значение  $x$  увеличивает точность расчетов. Приведенная формула не учитывает перекрытия рядов.

### **2.3.4 Сохранение угла дивергенции при росте**

Одним из важных является вопрос, сохраняется ли угол дивергенции в процессе роста преформированного побега. А.И.Толстопятенко (1993) считал, что углы расхождения между зачатками в материнских почках и на выросших из них побегах разные. Как было показано выше, при росте побега в длину или по диаметру угол дивергенции не изменяется. Единственно, что может привести к его изменению, – это равномерное закручивание побега при росте. При этом если учитывать, что у сосны обыкновенной и сосны кедровой сибирской угол дивергенции может отличаться на 0,003 – 0,006, а число брахибластов на побеге часто превышает 100 штук, должен иметь место поворот (закручивание побега) в процессе роста, составляющий 0,3 – 0,6 длины окружности, т.е. общий поворот верхней части побега от первоначального состояния почки должен составлять примерно от 90 до 180 градусов. При изучении роста побегов из почек нами такого явления отмечено не было, что говорит о неизменности угла дивергенции в процессе роста преформированного побега.

### **2.3.5 Методика определения филлотаксиса на побегах и шишках**

Для ботаника и селекционера важно определить филлотаксис на конкретных растениях, иметь возможность изучить его изменчивость. Поэтому большое значение приобретают методики определения филлотаксиса у растений.

#### **Определения рядности и длины цикла парастих**

Определить филлотаксис – значит найти количество генетических спиралей, их изомерию и угол дивергенции. Все эти показатели не всегда возможно определить непосредственно, они находятся путем изучения парастих.

В качестве примера приведем определение основных показателей филлотаксиса на шишках ели европейской.

Берется шишка и в ее основании отмечается одна чешуйка (на рис. 2.9 она отмечена крестиком). После этого отмечают парастихи, левые вертикальным штрихом, правые – горизонтальным так, чтобы проследить каждую парастиху на один полный оборот. В данном примере левые спирали идут снизу-вверх налево, правые – снизу-вверх направо. Для разметки чешуй можно пользоваться маркерами разного цвета.



Рис. 2.9 Определение на шишке длины цикла (оборота) парастих

Сначала определяют рядность левых и правых парастих. Рядность – это количество рядов многоходового винта. На рис. 2.9 левые парастихи восьмирядные (т.е. образуют восемь однонаправленных рядов), правые пятирядные.

Следующий этап – определение длины цикла (одного оборота спирали) исследуемых парастих. Длина цикла парастихи измеряется в расстояниях между чешуйками, из которых она состоит. Длина цикла отсчитывается от чешуйки, которая принята за первую (на рис. 2.9 она отмечена крестиком). Подсчитывается количество промежутков между отмеченными чешуйками (следует отметить, что количество промежутков между чешуйками всегда на единицу меньше, чем количество отмеченных чешуек в цикле парастихи). Далее определяется длина дробной части, которая получается потому, что последняя чешуйка в цикле парастих не находится точно над первой. Дробная часть измеряется с точностью до 0,1 расстояния между последовательными чешуями в цикле парастихи (с такой точностью расстояние можно определить на глаз). Полученные результаты заносятся в таблицу (таблица 2.9).

Таблица 2.9. Определение филлотаксиса шишек ели европейской (пример)

№ шишки	Данные исследований (определяются непосредственно на шишке)				Характеристика филлотаксиса (рассчитываются на основании данных полученных при исследовании)		
	левых парастих		правых парастих		Количество генетических спиралей	Угол дивергенции	Изомерия генетической спирали
	рядность	длина цикла	рядность	длина цикла			
1	2	3	4	5	6	7	8
1	5	11,5	8	19,5	1	0,382	Л
2	8	19,2	5	11,0	1	0,382	П
3	6	12,8	4	8,5	2	0,193	Л

### **Определение количества генетических спиралей, угла дивергенции и изомерии генетической спирали**

После определения рядности парастих и длин их циклов приступают к определению характеристик филлотаксиса.

Сначала находится число генетических спиралей. Для этого определяется общий делитель для рядности этих двух парастих. В приведенном примере (пять и восемь парастих) это единица – значит генетическая спираль одна. Если бы парастих было, скажем, четыре и шесть, то общий делитель был бы равен двум, и на шишке было бы две генетические спирали. Результаты записывают в графу 6 таблицы 2.9.

Далее определяют угол дивергенции. Для определения углов дивергенции по ранее приведенной формуле (3) были рассчитаны таблицы, помещенные в приложении (для одной, двух, трех, четырех генетических спиралей соответственно приложения 2, 3, 4 и 5).

Для определения угла дивергенции отыскивают в таблице приложения столбец для парастихи с большей рядностью и в столбце ищут значения длины цикла близкие тем, которые получены в опыте (не следует обращать внимание на знак перед цифрой, он может быть как положительным, так и отрицательным). Таких значений может быть несколько. Затем для этих значений смотрят длину цикла по парастихе меньшей рядности, она должна быть близкой полученной в опыте и иметь противоположный знак, поскольку парастихи в шишке

разнонаправлены. Имеется только одно значение угла дивергенции, которое будет удовлетворять данным условиям, оно заносится в графу 7 таблицы 2.9.

Следует отметить, что из-за небольших искривлений шишки и неточностей глазомерной оценки длины цикла парастих углы дивергенции, определенные по левому и правому ряду, могут несколько отличаться друг от друга. Как правило, точность определения составляет  $\pm 0,0005$ , и углы дивергенции отличаются не более чем на 0,001. При таких расхождениях более точные результаты дает та парастиха, у которой больше длина цикла.

Следует отметить, что у шишек с двумя генетическими спиралями имеются некоторые особенности. На них могут встречаться две противоположно направленные двухрядные парастихи, одна из которых двухрядная генетическая спираль. Также встречаются две разные десятирядные парастихи. Еще более сложную структуру имеют парастиха при трех генетических спиралях. Однако это не мешает правильно определить угол дивергенции по длине циклов разнонаправленных парастих.

Знак в таблице приложений 2, 3, 4 и 5 указывает на изомерию: если он положительный, то изомерия данной парастихи совпадает с генетической спиралью; если нет, то противоположна генетической спирали. Изомерия генетической спирали записывается в графе 8 таблицы 2.9.

### **2.3.6 Изменчивость угла дивергенции**

По разработанной методике были проведены исследования изменчивости угла дивергенции на апикальных побегах кедра сибирского (рис. 2.10). На рис. 2.10 (а) представлена изменчивость угла дивергенции у 10-летних саженцев кедра сибирского в лесных культурах. Учет в питомнике и лесных культурах показал, что общий отпад за 10 лет составил 38%. На рис. 2.10 б приведена изменчивость угла дивергенции у 8-летних саженцев, у которых за период выращивания отпад составил 67%.

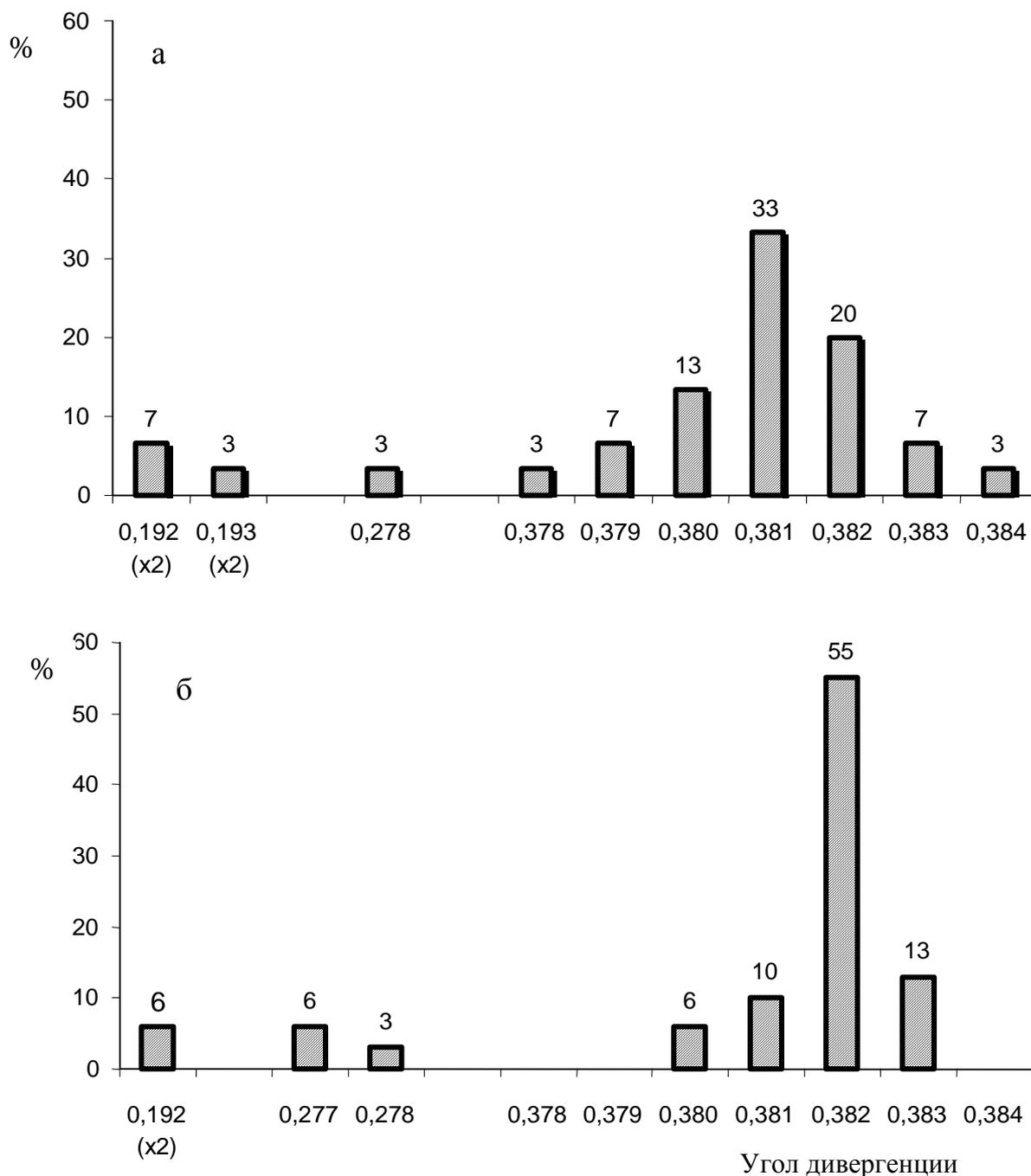


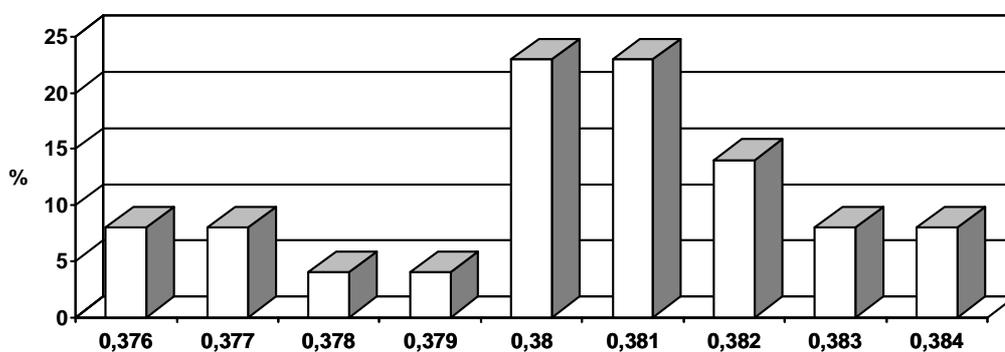
Рис. 2.10 Изменчивость угла дивергенции у саженцев кедра сибирского  
 а – отпад саженцев 38 %, б – отпад саженцев 67 %.

И в том и в другом случае побеги по листорасположению относились к трем различным рядам филлотаксиса: 1. Основной ряд Фибоначчи (угол дивергенции – 0,38197; ряд 1, 2, 3, 5, 8, ...), к которому относилось 85-87% всех растений; 2. Ряд Лукаса (угол дивергенции – 0,2763; ряд 1, 3, 4, 7, ...), к которому относилось 3-9% растений; 3. Двуспиральный ряд («bijugate» по Jean, 1994; угол дивергенции – 0,19095 x 2; ряд 2, 2, 4, 6, 10, ...), к которому относилось 6-10% растений. Из рис. 2.10 (б) видно, что при увеличении отпада изменчивость в основном ряду резко сократилась, выжившими в тяжелых условиях оказались

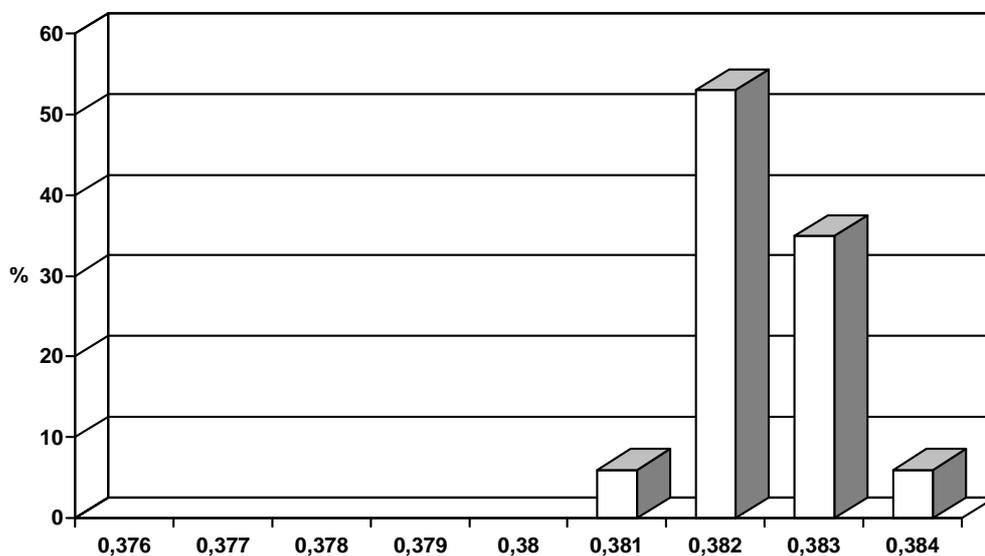
растения, чей угол дивергенции оказался более близким к «идеальному» углу – 0,38197. Следует также отметить, что растения с листорасположением, близким к другим «идеальным» углам, также оказались достаточно устойчивыми.

Нами было проведено исследование изменчивости угла дивергенции у 3-, 5-летних сеянцев сосны обыкновенной (рис. 2.11). В 3-летних посевах, созданных с уменьшенной нормой высева, сеянцы располагались достаточно свободно, в то время как 5-летние посевы для своего возраста и размеров были явно перегущены. В 5-летних посевах отмечается равное соотношение левых и правых изомеров, тогда как в 3-летних - левые изомеры по численности в два раза превышали правые. Это соответствует данным А.В.Хохрина (1977), о преобладании у сосны обыкновенной в раннем возрасте левых изомеров, которые при ухудшении условий среды элиминируют.

А



Б



Угол дивергенции

Рис. 2.11 Изменчивость угла дивергенции в 3-летних (А) и 5-летних (Б) посевах сосны обыкновенной

Из рис. 2.11 видно, что в 3-летнем возрасте изменчивость угла дивергенции значительно выше, чем в 5-летнем. Следует отметить, что у 3-летних сеянцев в диапазоне угла дивергенции от 0,376 до 0,380 растения на 89% представлены левыми изомерами, а в диапазоне от 0,381 до 0,384 равно представ-

лены левыми и правыми изомерами. Средний прирост первой из этих групп был на 25% ниже, чем у второй. Все это дает основание сделать заключение о меньшей устойчивости и жизнеспособности семян с углом дивергенции менее 0,381 и элиминации их вследствие естественного отбора.

Таким образом, угол дивергенции может быть одним из показателей устойчивости деревьев и служить критерием отбора саженцев кедра сибирского для закладки культур в регионе интродукции. Отбирать следует растения с углом дивергенции, близким к значению 0,382 (0,381-0,383). Интерес для селекции могут представлять растения, угол дивергенции которых близок по значению к другим идеальным углам, поскольку они обладают достаточно высокой устойчивостью.

Приуроченность филлотаксиса в природе к определенным «идеальным» углам представляет большой теоретический интерес и требует детального изучения. Из непрерывного ряда возможных углов дивергенции природа выбирает вполне конкретные углы, превращая непрерывное – в дискретное. Появляется дискретный спектр естественных типов филлотаксиса. Как из непрерывного океана возможностей появляется дискретная реальность – интереснейший методологический вопрос.

### 3. Типы филлотаксиса и закономерности их реализации

#### 3.1 Типы ФИЛЛОТАКСИСА

Приуроченность (стремление, тяготение) существующих в природе филлотаксисов к «идеальным» углам позволяет говорить о *типах филлотаксиса*. Тип филлотаксиса определяется количеством генетических спиралей и «идеальным» углом, к которому тяготеет конкретный филлотаксис.

Рассмотрим типы филлотаксиса парастихийного ряда, встречающиеся в природных условиях (таблица 3.1). Процент встречаемости дан по Джану, (1994), который использовал данные литературных источников за последние 160 лет.

Как видно из табл. 3.1, встречаемость типов филлотаксиса крайне неравномерная. Более 90 % растений относятся к односпиральному типу с углом дивергенции 0,382 и имеют четко выделяемые парастихи, близкие к ряду Фибоначчи. Около 5 % растений приходится на двухспиральный тип (угол дивергенции – 0,191) и 1,5 % на односпиральный тип с углом дивергенции – 0,276, который имеет четко выделяемые парастихи, соответствующие так называемому ряду Лукаса. Встречаемость остальных типов филлотаксиса составляет доли процента.

Ряды четко выделяемых парастих 1, 3, 7... , 1, 3, 8 ... и 1, 3, 14..., описанные в литературе, были приняты Джаном (1994) за артефакты, полученные вследствие ошибки наблюдения. Однако проведенные нами исследования моделей показали, что теоретически такие ряды парастих могут иметь место при соответствующих углах дивергенции.

Естественно возникают вопросы: почему встречающийся в природе филлотаксис тяготеет к «идеальным» углам, и почему встречаемость различных типов филлотаксиса имеет такие сильные различия?

#### 3.2 ЗАКОНОМЕРНОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ТИПОВ ФИЛЛОТАКСИСА

Рассмотрим, чем встречающиеся в природе типы филлотаксиса отличаются от теоретически возможного филлотаксиса с другими углами дивергенции.

Сначала введем два новых понятия: «коэффициент равномерности» и «относительная длина междоузлия».

*Коэффициент равномерности* характеризует равномерность распределения листьев на побеге. Лист на побеге находится в окружении других листьев, каждый из которых находится с данным в одном ряду той или иной парастихи. Для вычисления коэффициента равномерности определяются расстояния между выбранным листом и двумя ближайшими листьями, находящимися на разных парастихах. Определяется соотношение между меньшим и большим расстоянием, которое выражается в процентах.

Таблица 3.1. Типы филлотаксиса, отмеченные в природе

Углы дивергенции («идеальные углы»)	Ряды четко выделяемых парастих	Встречаемость по Джану (1994), %	Отмечено в отечественной литературе у семейства Pinaceae
Односпиральные			
0,069	1, 14, 15, 29, ...	менее 1	
0,074	1, 13, 14, 27, ...	менее 1	
0,080	1, 12, 13, 25, ...	менее 1	
0,087	1, 11, 12, 23, ...	менее 1	
0,095	1, 10, 11, 21, ...	менее 1	
0,105	1, 9, 10, 19, ...	менее 1	
0,117	1, 8, 9, 17, ...	менее 1	
0,131	1, 7, 8, 15, 23, ...	менее 1	
0,151	1, 6, 7, 13, 20, ...	менее 1	
0,178	1, 5, 6, 11, 17, ...	менее 1	
0,217	1, 4, 5, 9, 14, ...	менее 1	Ю
0,276	1, 3, 4, 7, 11, ...	1,5	Х; Г; Р; Ю; Б
0,296	1, 3, 7, 10, 17, ...	артефакт	
0,355	1, 3, 14, 17, 31, ...	артефакт	
0,368	1, 3, 8, 11, 19, ...	артефакт	
0,382	1, 2, 3, 5, 8, ...	91,3	Х; Г; Р; Ю; Б
0,420	1, 2, 5, 7, 12, ...	менее 1	Р
0,439	1, 2, 7, 9, 16, ...	менее 1	
0,451	1, 2, 9, 11, 20, ...	менее 1	
Двухспиральные			
0,191	2, 2, 4, 6, 10, 16, ...	5,2	Х; Г; Р; Ю; Б
0,138	2, 2, 4, 6, 8, 14, 22, ...	менее 1	
Трехспиральные			
0,127	3, 3, 6, 9, 15, 24, ...	менее 1	Г; Р
Четырехспиральные			
0,096	4, 4, 8, 12, 20, 32, ...	менее 1	

Примечание: Х – Хохрин А.В. и др. (1973), шишки сосны обыкновенной и лиственницы сибирской; Г – Голиков А.М. (1981), шишки сосны обыкновенной; Р – Раздайводин А.Н. (1992), шишки ели европейской и сибирской; Ю – Юрасов П.Б. и др. (2001), шишки лиственницы сибирской; Б – Брынцев В.А. (2002а), побеги сосны кедровой сибирской.

Коэффициент равномерности рассчитывается по следующей формуле:

$$R = L_1 / L_2 * 100 \% ,$$

где  $R$  – коэффициент равномерности,  $L_1$  – расстояние между листьями в ряду первой четко выделяемой парастихи,  $L_2$  – расстояние между листьями в ряду второй четко выделяемой парастихи;  $L_1 \leq L_2$ .

Самое равномерное распределение получается тогда, когда расстояния между листьями по разным парастихам равны между собой, в этом случае коэффициент равномерности равен 100 %. При различии этих расстояний коэффициент равномерности будет менее 100%, чем неравномерней распределение листьев на побеге, тем меньше коэффициент равномерности. На моделях (рис. 3.1) различия в коэффициенте равномерности видны визуально.

*Относительная длина междоузлия* – это отношение длины стебля метамера к его диаметру. Если длины и диаметры междоузлий на побеге достаточно однородны, то можно вычислить относительную длину междоузлия для побега в целом. Для этого длину стебля побега делят на количество листьев и относят к среднему диаметру стебля. Относительная длина междоузлия для побега вычисляется по следующей формуле:

$$M = \frac{h}{N \cdot d}; \quad \text{где } M \text{ – относительная длина междоузлия для побега;}$$

$N$  – число листьев на побеге, шт.;  $d$  – средний диаметр стебля, мм;  $h$  – длина стебля, мм.

Относительная длина междоузлия – важная характеристика побега и отдельных его частей. Замечательным свойством этого показателя является то, что одному и тому же его значению присущи одни и те же четко выделяемые на побеге парастихи и один и тот же коэффициент равномерности. Похожая характеристика стебля использовалась Адлером (1974, 1977) и названа им «повышением» («rise») – это длина стебля междоузлия при длине окружности стебля, принятом за единицу.

При росте побега из преформированной почки относительная длина междоузлия увеличивается, поскольку рост по длине идет более активно, чем по диаметру. Это приводит к тому, что на побеге проявляются различные четко выделяемые парастихи и изменяется коэффициент равномерности. У почек и побегов разных видов растений относительная длина междоузлия находится в пределах от сотых долей единицы до нескольких единиц. Наибольшие значения этого показателя имеются у тонких вытянутых побегов, наименьшие главным образом в почках. Одно из самых минимальных значений, видимо, имеет место в периферийных рядах корзинки подсолнечника.

Изучение моделей показало, что коэффициент равномерности зависит от относительной длины междоузлия и угла дивергенции (рис. 3.1).

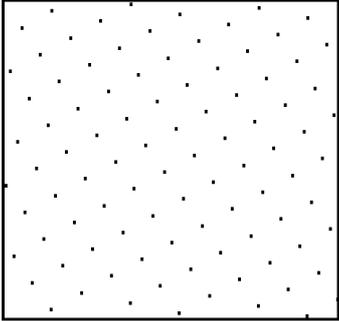
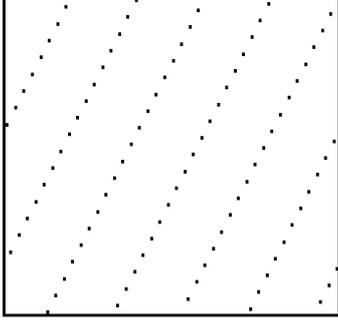
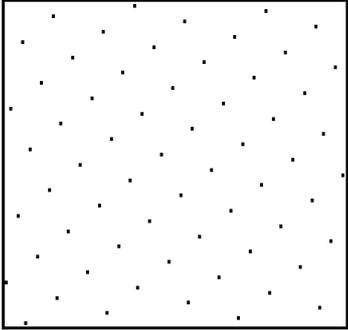
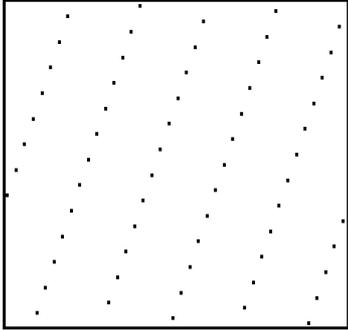
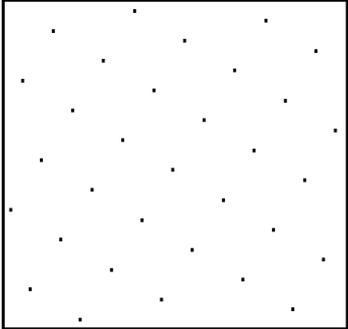
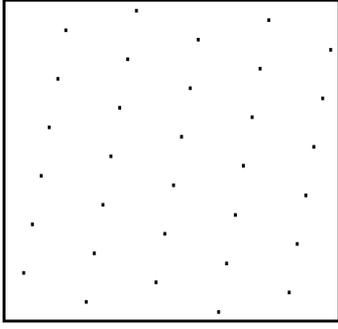
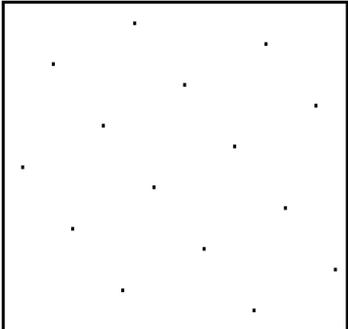
Относительная длина междоузлия	Коэффициент равномерности R при углах дивергенции	
	0,382	0,395
0,03	 <p>R = 98 %</p>	 <p>R &lt; 50 %</p>
0,05	 <p>R = 87 %</p>	 <p>R &lt; 50 %</p>
0,1	 <p>R = 97 %</p>	 <p>R = 75 %</p>
0,2	 <p>R = 90 %</p>	 <p>R = 90 %</p>

Рис. 3.1 Изменения коэффициента равномерности при разных значениях угла дивергенции и относительной длины междоузлия

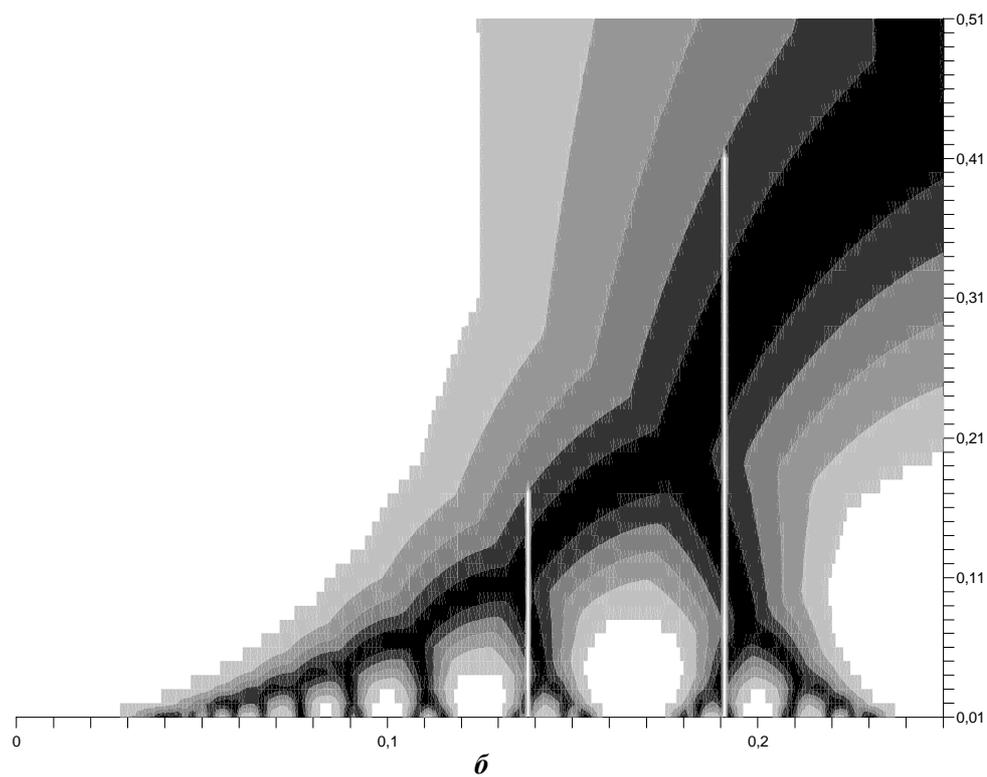
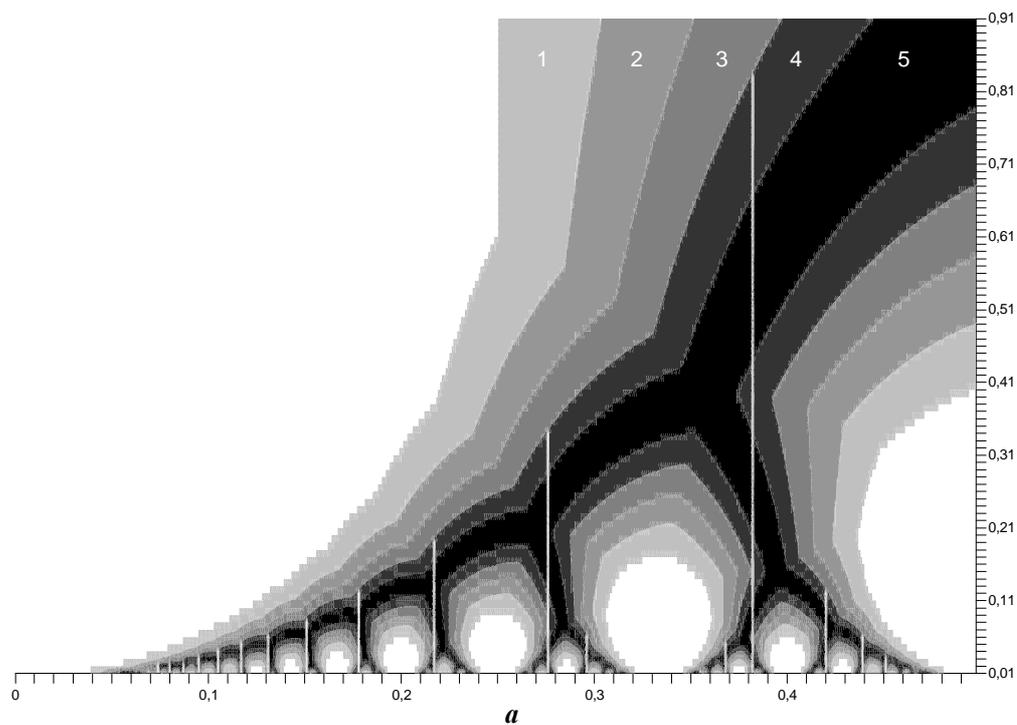


Рис 3.2 Сопряженность реализованных в природе типов филлотаксиса с максимальными значениями коэффициента равномерности  $R$  при одной (а) и двух (б) генетических спиралях. По оси ординат – угол дивергенции, в частях окружности; по оси абсцисс – относительная длина междоузлия.  $R - 1 - 50-60, 2 - 60-70, 3 - 70-80, 4 - 80-90, 5 - 90-100 \%$ .

При углах дивергенции близких к «идеальным» углам, коэффициент равномерности остается высоким (около 90%) при различных показателях относительной длины междоузлия, при других углах дивергенции коэффициент равномерности испытывает значительные колебания, опускаясь при отдельных значениях относительной длины междоузлия ниже 50%.

На рис. 3.2 *а* и *б* соответственно для филлотаксиса с одной и двумя генетическими спиральями показано, как изменяется коэффициент равномерности в зависимости от угла дивергенции и относительной длины междоузлия. Вертикальными светлыми линиями показаны те «идеальные» углы, которые были отмечены в природе, при этом отмечены промежутки, где коэффициент равномерности имеет значение не менее 80%.

Из рис. 3.2 видно, что все типы филлотаксиса встречающиеся в природе, приурочены к максимальному значению коэффициента равномерности, т.е. реализуются те углы дивергенции, у которых на большом промежутке относительной длины междоузлия коэффициент равномерности остается высоким. Эта закономерность выполняется для всех «идеальных» углов с различным количеством генетических спиралей. Подчиняются этому правилу и значения, которые были признаны Джаном (1994) артефактами.

В таблице 3.2 показана протяженность промежутка относительной длины междоузлия, на котором коэффициент равномерности сохраняет величину не менее 80% (светлые вертикальные линии на рис. 3.2). Типы филлотаксиса отсортированы по убыванию этого показателя.

Распределение типов филлотаксиса в табл. 3.2 очень хорошо согласуется с частотой встречаемости типов филлотаксиса в природе (табл. 3.1).

Однако не всем максимумам коэффициента равномерности соответствуют найденные в природе типы филлотаксиса. Исходя из чего, можно предположить существование в природе еще не описанных (или не вошедших в известные автору обзоры) типов филлотаксиса (табл. 3.3).

Все приведенные в табл. 3.3 ряды относятся, пользуясь терминологией Джана, к аномальным рядам, т. е. не являются строго рекуррентными. Сравнение таблиц 3.1 и 3.3 показывает, что у типов филлотаксиса из этих таблиц имеются сходные ряды четковыделяемых парастих. Так, у прогнозируемого односпирального типа филлотаксиса 0,186 могут четко выделяться парастихи 5, 6, 11, так же как и у известного односпирального типа 0,178. Совпадение четко выделяемых парастих имеются у типов 0,228 и 0,217, у 0,269 и 0,276. Поскольку до последнего времени типы филлотаксиса определялись по парам четко выделяемых парастих, типы филлотаксиса из таблицы 3 могли диагностироваться как их «двойники» из таблицы 1. Разработанная нами методика, которая кроме рядности четковыделяемых парастих учитывает длину их цикла, позволяет избежать таких ошибок. Для примера в таблице 3.4 приведены отличия длин циклов парастих у совпадающих первых четырех рядов четко выделяемых парастих односпиральных типов 0,269 (1, 3, 4, 7, 11, 15, 26, ...) 0,276 (1, 3, 4, 7, 11, 18, 29,...).

Таблица 3.2. Интервал относительной длины междоузлия с коэффициентом равномерности не менее 80% у разных типов филлотаксиса

Количество генетических спиралей	Углы дивергенции («идеальные углы»)	Длина интервала относительной длины междоузлия с коэффициентом равномерности не менее 80%
1	0,382	0,83
2	0,191	0,41
1	0,276	0,34
3	0,127	0,27
4	0,096	0,21
1	0,217	0,19
2	0,138	0,17
1	0,420	0,12
1	0,178	0,12
1	0,151	0,08
1	0,131	0,06
1	0,439	0,06
1	0,296	0,06
1	0,117	0,05
1	0,368	0,05
1	0,105	0,04
1	0,451	0,03
1	0,095	0,03
1	0,087	0,02
1	0,080	0,02
1	0,074	0,02
1	0,069	0,01
1	0,355	0,01

Таблица 3.3. Прогнозируемые типы филлотаксиса

Количество генетических спиралей	Углы дивергенции	Ряды четко выделяемых парастих	Интервал относительной длины междоузлия с коэффициентом равномерности не менее 80%
3	0,092	3, 3, 6, 9, 12, 21, 33, ...	0,11
2	0,108	2, 2, 4, 6, 8, 10, 18, 28, ...	0,09
4	0,069	4, 4, 8, 12, 16, 28, 44, ...	0,08
2	0,089	2, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 22, ...	0,06
3	0,073	3, 3, 6, 9, 12, 15, 27, ...	0,06
4	0,056	4, 4, 8, 12, 16, 20, 36, ...	0,05
1	0,228	1, 4, 5, 9, 13, 22, ...	0,04
3	0,061	3, 3, 6, 9, 12, 15, 18, 33, ...	0,04
1	0,305	1, 3, 4, 7, 10, 13, 23, ...	0,03
1	0,186	1, 5, 6, 11, 16, 27, ...	0,02
1	0,269	1, 3, 4, 7, 11, 15, ...	0,02
1	0,359	1, 3, 11, 14, 25, ...	0,02
1	0,413	1, 2, 5, 7, 12, 17, ...	0,02
1	0,458	1, 2, 4, 11, 13, 24, ...	0,02

Таблица 3.4. Разница в длине цикла парастих у типов филлотаксиса с совпадающими рядами четко выделяемых парастих

Угол дивергенции 0,269 (односпиральный ряд)		Угол дивергенции 0,276 (односпиральный ряд)	
Ряд четко выделяемых парастих	Длина цикла парастих	Ряд четко выделяемых парастих	Длина цикла парастих
1	3,7	1	3,6
3	-5,2	3	-5,8
4	13,2	4	9,6
7	-8,5	7	-14,7
11	-24,4	11	27,8

Примечание: знак минус у длин цикла парастих указывает на то, что данная парастиха имеет изомерию, противоположную изомерии генетической спирали

Равномерное расположение листьев, которое характеризуется высокими значениями коэффициента равномерности, имеет приспособительное значение, при нем на стадии почки достигается наиболее плотная упаковка зачатков листьев, а на стадии побега равномерное расположение в пространстве фотосинтезирующих органов. Большое значение равномерное расположение имеет при формировании шишек, плодов и соплодий. Так отклонение от «идеальных» углов привело бы к невозможности формирования симметричных семенных чешуй у шишек. Таким образом, выбор растениями типов филлотаксиса рационален, он направлен на сохранение равномерного расположения частей на всех этапах развития побега.

По-видимому, в природе «золотое сечение» и другие «идеальные» соотношения играют важную роль и появляются тогда, когда имеет место замкнутая развивающаяся система, непропорционально изменяющаяся в пространстве. За счет выбора «идеальных» соотношений (относящихся к первичной структуре) сохраняется инвариантность вторичных соотношений, важная для функционирования системы.

Следует также отметить, что полученные результаты согласуются с рядом методологических и теоретических разработок А.А.Любищева, в которых он придавал форме самостоятельное значение, указывал на важность учета в биологии аристотелевской причинности формы, говорил о близости морфологии к геометрии и необходимости математизации морфологии. Полученные результаты можно рассматривать как подтверждение его взглядов и в частности высказанной им мысли, что «... приспособление есть частный случай гармонического строения» (Любищев, 1982; стр. 66).

### **3.3 ПАРАСТИХИЙНЫЙ И ОРТОСТИХИЙНЫЙ ФИЛЛОТАКСИС**

Все сказанное в главе 3.2 относится к так называемому парастихийному филлотаксису. При нем углы дивергенции являются иррациональными числами. В том случае, когда на побеге четко и ясно выделяются ортостихи углы дивергенции числа рациональные. Это другой ряд типов филлотаксиса, который можно назвать ортостихийным.

В парастихийном филлотаксисе при изменении относительной длины междоузлия пары четко выделяемых парастих последовательно сменяют друг друга, нет какой-либо одной доминирующей парастихи. Инвариантным является коэффициент равномерности, т.е. равновеликое расстояние между листом и его ближайшими соседями на стебле.

В ортостихийном филлотаксисе имеется одна доминирующая парастиха, расположенная по оси стебля, т.е. ставшая ортостихом. Именно она является инвариантной к изменению относительной длины междоузлия. Таким образом, и при «идеальных» иррациональных углах дивергенции парастихийного филлотаксиса, и при рациональных углах ортостихийного филлотаксиса мы получаем инвариантные структуры, структуры сохраняющие определенную симметрию при неравномерном масштабировании.

При углах дивергенции не относящихся ни к парастихийному, ни к ортостихийному типам филлотаксиса структур инвариантных при изменении относительной длины междоузлия выделить не удастся.

Таким образом, общее между парастихийным и ортостихийным филлотаксисом это наличие устойчивых структур, инвариантных к неравномерному масштабированию побега по длине и диаметру.

### 3.4 МАТЕМАТИЧЕСКИЙ РАСЧЕТ ИДЕАЛЬНЫХ УГЛОВ

«Идеальные углы» можно рассчитать с помощью математических формул. На рис. 3.2 а видна главная левая (первого порядка) ветвь, которая идет от правого верхнего угла в левый нижний, от которой отходят ветви второго порядка, каждая из которых раздваивается на левую и правую.

«Идеальные углы» главной ветви вычисляются по формуле:

$$1/(N+\Phi);$$

правых ветвей второго порядка:

$$1/(2+1/(N+\Phi));$$

левых ветвей второго порядка:

$$1/(3-1/(N+\Phi));$$

где  $N$  – номер угла по порядку (для левых справа налево, для правых слева направо);  $\Phi$  – число Фидия 1,6180339887, которое можно вычислить по формуле  $(\sqrt{5}+1)/2$ .

Среди найденных в природе у растений с одной генетической спиралью углов дивергенции тринадцать углов относятся главной ветви, четыре угла к первой правой ветви второго порядка, два к первой левой ветви второго порядка.

«Идеальные углы» для двух и более генетических спиралей рассчитывают путем деления «идеальных углов» на количество генетических спиралей.

## **4. Механизм появления филлотаксиса на конусе нарастания**

### **4.1 ПОСТАНОВКА ВОПРОСА**

Предыдущие главы были посвящены проявлению структурных закономерностей филлотаксиса на побегах растений. На большинство вопросов этого направления ответы найдены. Разработаны достаточно простые методики определения филлотаксиса на натуральных объектах. Выяснено значение «золотого сечения» для роста и развития растений. Стала понятной связь парастих и ортостих, которую Синнот (1962) еще не так давно считал важной и не разрешенной проблемой. Обнаружено универсальное значение относительной длины междоузлия для проявления филлотаксиса.

Однако до сих пор не объяснен морфогенетический механизм инициирования филлотаксиса на конусе нарастания. Существующие гипотезы по этому вопросу приведены в главе 1.2. Однако встает вопрос, могут ли указанные причины привести к имеющимся в природе типам филлотаксиса, и каков может быть механизм реализации типов филлотаксиса.

Различные гипотезы, выдвигающие в качестве действующего фактора плотность упаковки, ингибирование, активирование и др., сходятся в одном – зачатки нового листа появляются на определенном уровне конуса нарастания в наиболее свободном месте относительно ранее появившихся примордий. Построение моделей, отвечающих данному требованию, могли бы дать верное представление о возможных «механизмах» филлотаксиса.

### **4.2 ПОСТРОЕНИЕ И ИЗУЧЕНИЯ МОДЕЛИ**

В литературе встречается описание компьютерных моделей филлотаксиса, построенных А.А.Лодкиным (1987). К сожалению, результаты этого моделирования были представлены в статье очень кратко, без приведения таблиц или графиков. Данная модель была принята нами за основу.

Для изучения вопроса инициирования филлотаксиса, нами была построена имитационная компьютерная модель, где за основу был взят цилиндр, на котором по генетической спирали появляются новые элементы. По оси побега каждая новая точка появляется на своем новом уровне, который определяется вводимой переменной – относительной длиной междоузлия (отношение длины междоузлия к диаметру стебля). В пределах каждого нового уровня для нового элемента определяется место, в котором он будет расположен на максимальном расстоянии от ближайших к этому месту элементов из появившихся ранее.

Окружность, на которой должен появиться новый лист, разбивалась на 1000 точек. Для каждой точки определялось расстояние до всех предыдущих точек (листьев) и определялись координаты ближайшего листа, которые заносились в массив данных. Из массива данных выбиралась та точка, которая наиболее далеко отстоит от ближайшей к ней точки, т. е. выбирается самое свободное место. После этого проводятся подобные вычисления для следующего листа.

В качестве исходной задавалась одна первая точка. Начиная с третьей точки, все точки располагаются на максимальном и равномерном расстоянии от двух ближайших точек, что следует из условий построения модели. Таким образом, новый лист занимает на своем уровне наиболее свободное, дальше всех отстоящее от появившихся ранее листьев место. Следует отметить, что программа проверяет расстояния до всех элементов появившихся ранее.

Результаты моделирования приведены на рисунках 4.1 и 4.2. На модели задавалась только одна первая точка, местоположение остальных рассчитывалось по указанному алгоритму.

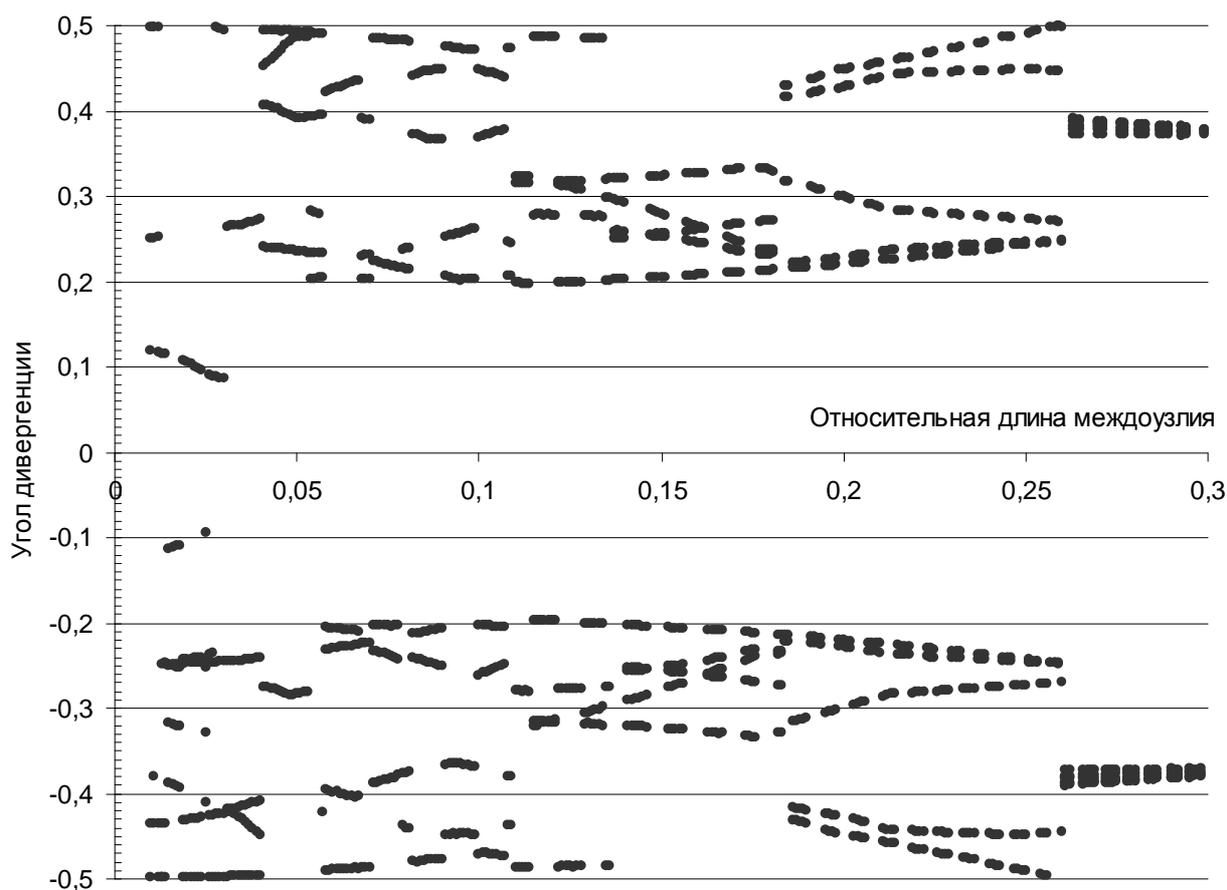


Рис. 4.1 Угол дивергенции 6-10 элементов в зависимости от относительной длины междоузлия (положительные значения угла дивергенции – правая изомерия, отрицательные – левая)

Моделирование дает интересные результаты. Оказывается, самоорганизация по принципу занятия новым элементом свободного пространства является возможной. При этом параметром порядка является относительная длина междоузлия. На модели задается только одна первая точка, стремление угла дивергенции к определенному значению является только следствием самоорганизации. Управление морфогенетическим процессом может осуществляться только за счет изменения относительной длины междоузлия.

Из рис. 4.1 и 4.2 видно, что при относительной длине междоузлия 0,26-0,3 угол дивергенции стабилизируется вблизи угла дивергенции 0,38 («золотого сечения»), причем эта стабилизация начинается уже с 6-го элемента. Небольшие изменения относительной длины междоузлия приведут к тому, что у различных особей будут появляться как левые, так и правые изомеры.

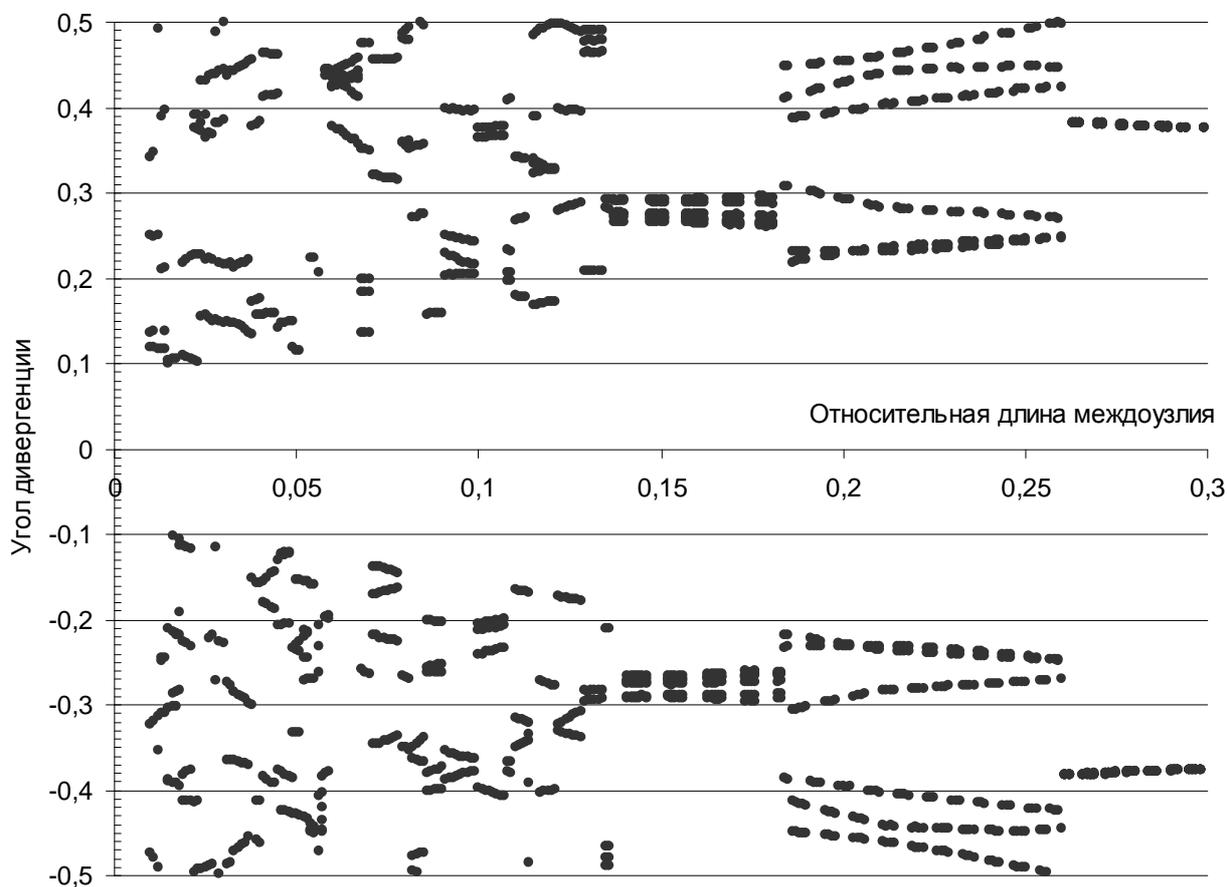


Рис. 4.2 Угол дивергенции 16-20 элементов в зависимости от относительной длины междоузлия (положительные значения угла дивергенции – правая изомерия, отрицательные – левая)

Диапазон относительных длин междуузлия от 0,18 до 0,26 соответствует организованному хаосу. Количество аттракторов здесь более одного. Углы дивергенции от точки к точке резко меняются, в том числе с положительных на отрицательные, принимая, однако, не случайные, а вполне закономерные значения.

В диапазоне примерно от 0,14 до 0,18 относительной длины междуузлия опять наступает порядок, который, однако, устанавливается не так быстро, на рис. 4.2 с 16-го элемента он просматривается достаточно четко. Концентрируется он к углу дивергенции 0,276, т.е. ко второму «идеальному углу».

При относительной длине междуузлия меньше 0,14 на рис. 4.1 и 4.2 мы видим хаос. В то же время в этом хаосе встречаются другие «идеальные углы», однако им соответствует все меньший диапазон относительной длины междуузлия, и их аттракторы являются более слабыми, порядок устанавливается начиная со все более поздних элементов. На рис. 4.3 видны участки с относительной длиной междуузлия 0,061 – 0,0615 и 0,062 – 0,0621, где может реализоваться тип филлотаксиса близкий к «идеальному углу» 0,42. Модель показывает, что в данном случае будут образовываться только правые изомеры. К сожалению, в природе этот угол встречается достаточно редко, и данных о его изомерии нет.

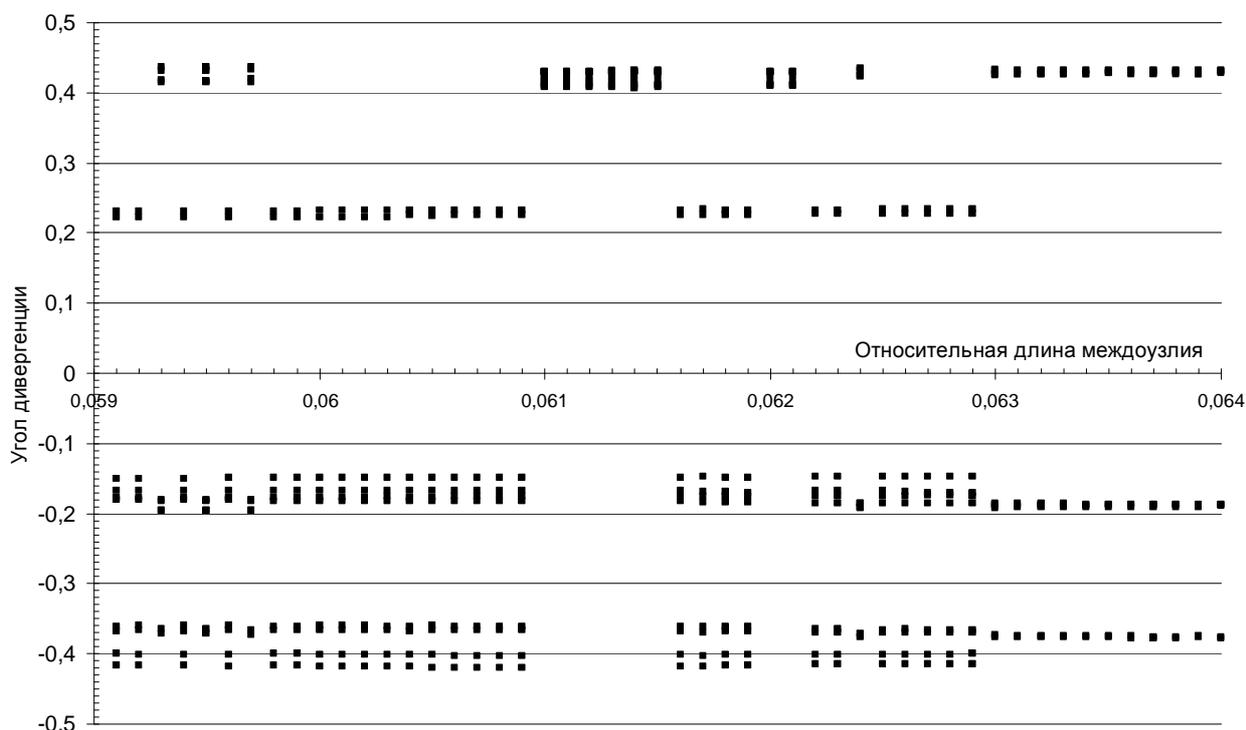


Рис. 4.3 Угол дивергенции 31-го – 40-го элементов в зависимости от относительной длины междуузлия

Варианты, где в модели изначально задавались не одна, а две или более точек, показали неожиданные результаты. Оказалось, что в таком пошаговом

процессе, какой является данная модель, жесткое задание нескольких первых точек хотя и изменяет (модифицирует) выходные результаты, но не приводит к принципиальным изменениям, и порядка этого не прибавляет. Более того, заданный первыми 3-мя – 4-мя точками жесткий угол дивергенции (даже равный «идеальному углу») впоследствии быстро рассыпается, не внося в модель порядка. Управляющий параметр один – относительная длина междоузлия. Порядок или беспорядок зависит не от истории процесса, а от величины управляющего процессом параметра.

Приведенная модель вполне согласуется с эмпирическими данными. Она объясняет, почему в природе чаще всего встречается угол дивергенции близкий к «золотому сечению», а на втором месте по встречаемости стоит угол 0,276. Таким образом, филлотаксис может появляться путем самоорганизации, а тип филлотаксиса регулироваться одним показателем, относительной длиной междоузлия в период закладки примордий на конусе нарастания. Косвенно это подтверждается тем, что в период, предшествующий инициализации примордий, конус нарастания изменяется (вытягивается).

## **5. От структуры побега к структуре ветви и надземной части дерева**

### **5.1 МОРФОЛОГИЯ РАЗНЫХ УРОВНЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ РАСТЕНИЯ**

Динамическая система, какой является древесное растение, ежегодно изменяясь, строит свою форму. Форма формируется на разных уровнях: листа и стебля, побега, ветви, надземной части дерева. Разные уровни морфогенеза имеют свои особенности, вместе с тем они связаны между собой, изучать эти связи – одна из задач морфологии.

Филлотаксис относится к уровню формирования побега, он один из составляющих морфогенеза побега. От места в генетической спирали зависят как параметры листьев, так и параметры заложившихся в их пазухах боковых побегов, а от них зависит форма ветвей и наземной части дерева в целом.

### **5.2 СВОЙСТВА БОКОВЫХ УДЛИНЕННЫХ ПОБЕГОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ МЕСТА В ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СПИРАЛИ**

#### **5.2.1 Методика определения последовательности боковых побегов по генетической спирали**

У сосен боковые почки, а соответственно и боковые побеги, располагаются спирально, как и укороченные (Чепик, 1982), но весьма скученно, в связи с чем их обычно называют «мутовками».

В литературе проблема изменчивости свойств побегов в зависимости от их места в генетической спирали освещалась крайне мало, что, видимо, было связано с недостаточной методической разработкой вопроса определения последовательности расположения побегов. И.Г.Серебряков (1952, 1954) указывал, что у древесных растений боковые почки не остаются равнозначными по своим свойствам от основания до верхушки. Боковые почки резко отличаются друг от друга по длине годичного побега – чем ниже располагаются почки, тем они слабее, меньше в них сформировано почечных чешуй и зачатков хвоинок будущего года. В соответствии с этим из самых мощных верхних боковых почек образуются самые мощные, длительно функционирующие боковые ветви. Ф.А.Чепик (1982) для сосны обыкновенной отмечал, что большая часть боковых почек, расположенных ближе к вершине побега, растет значительно быстрее, чем несколько (1-3) других, расположенных ниже. Первые заканчивают внутрпочечное развитие в конце августа, вторые в середине июля. Крупные боковые почки в следующий год образуют удлиненные побеги, а мелкие остаются спящими. Т.П.Некрасова (1972) указывала, что размеры латеральных удлиненных побегов кедра сибирского не одинаковы, по ходу спирали наблюда-

ется постепенное их удлинение. Однако о какой спирали идет речь неясно, так как в тексте есть только ссылка на расположение брахибластов тремя, реже пятью спиралями, т.е. отмечаются парастихи, а генетическая спираль не рассматривается.

Опираясь на закономерности филлотаксиса, нами была разработана методика для определения последовательности расположения боковых побегов в «мутовке» по генетической спирали.

Побеги и почки из-за устойчивого угла расхождения по генетической спирали, близкого к углу  $0,382$ , образуют достаточно четкую пространственную картину (рис. 5.1). Так, если мы имеем два боковых побега или почки (рис. 5.1 а), то увидим, что они никогда не располагаются напротив – с одной стороны мы будем иметь угол, близкий к  $137,5$  градусам, а с другой – к  $222,5$  градусам. При наличии трех боковых побегов (почек) расположение их будет более равномерное, однако два боковых побега (почки) будут более сближены (рис. 5.1, б). При наличии четырех побегов наблюдается одно из самых неравномерных расположений (рис. 5.1 в). В какой последовательности побеги располагаются по генетической спирали, можно определить, зная изомерию несущего побега.

Для непосредственного определения последовательности расположения боковых побегов по генетической спирали была разработана общая рабочая схема с учетом изомерии и количества побегов в «мутовке» (рис. 5.2). Нумерация побегов идет от основания к вершине материнского побега, согласно последовательности их заложения в генетической спирали. Нужно отметить, что на рис. 5.1 и 5.2 различия в размерах побега приведены крайне схематично, но они помогают лучше сориентироваться при работе с «мутовкой».

По направлению парастих брахибластов определяют изомерию побега (правая или левая), согласно разработанной методике Далее выделяют самый нижний (ближний к основанию) побег, что, как правило, не сложно, после чего, с помощью представленной на рис. 5.2 схемы, определяют последовательность расположения боковых побегов по генетической спирали.

### **5.2.2 Влияние места в генетической спирали на свойства побегов**

Используя данную методику, нами были проведены исследования по изменчивости свойств боковых побегов кедра сибирского и сосны обыкновенной, которые показали, что свойства побега находятся в зависимости от места положения побега в генетической спирали.

В таблице 5.1 представлены средние значения свойств побегов в верхней «мутовке» у 8-летних саженцев кедра сибирского, в зависимости от их места в генетической спирали. На рис. 5.3 показаны изменения относительных свойств боковых побегов, в зависимости от их места в генетической спирали.

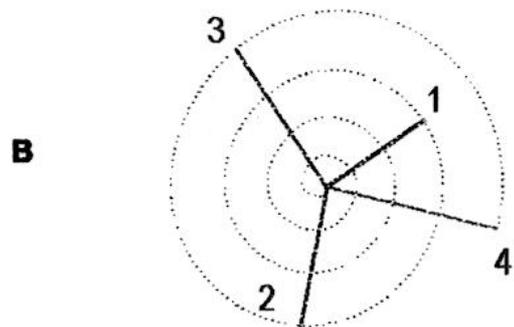
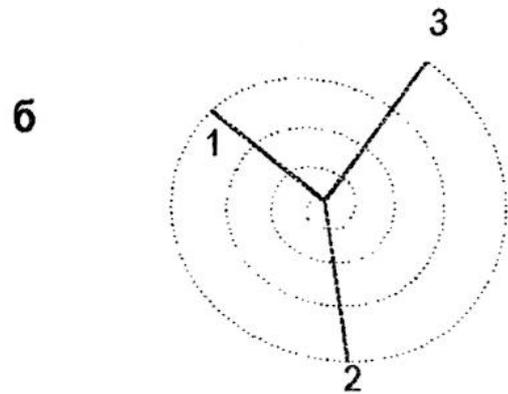
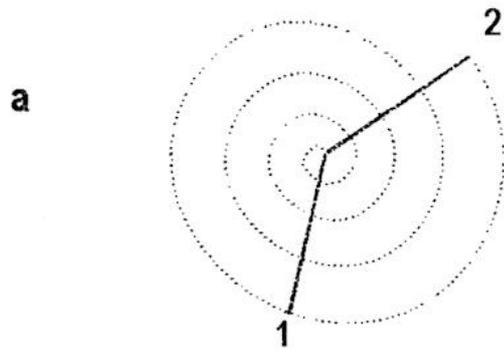


Рис. 5.1 Расположение побегов в пространстве и их схема при: а – двух (правый изомер), б – трех (правый изомер), в – четырех (левый изомер) боковых побегах в «мутовке» (нумерация побегов от основания к вершине)

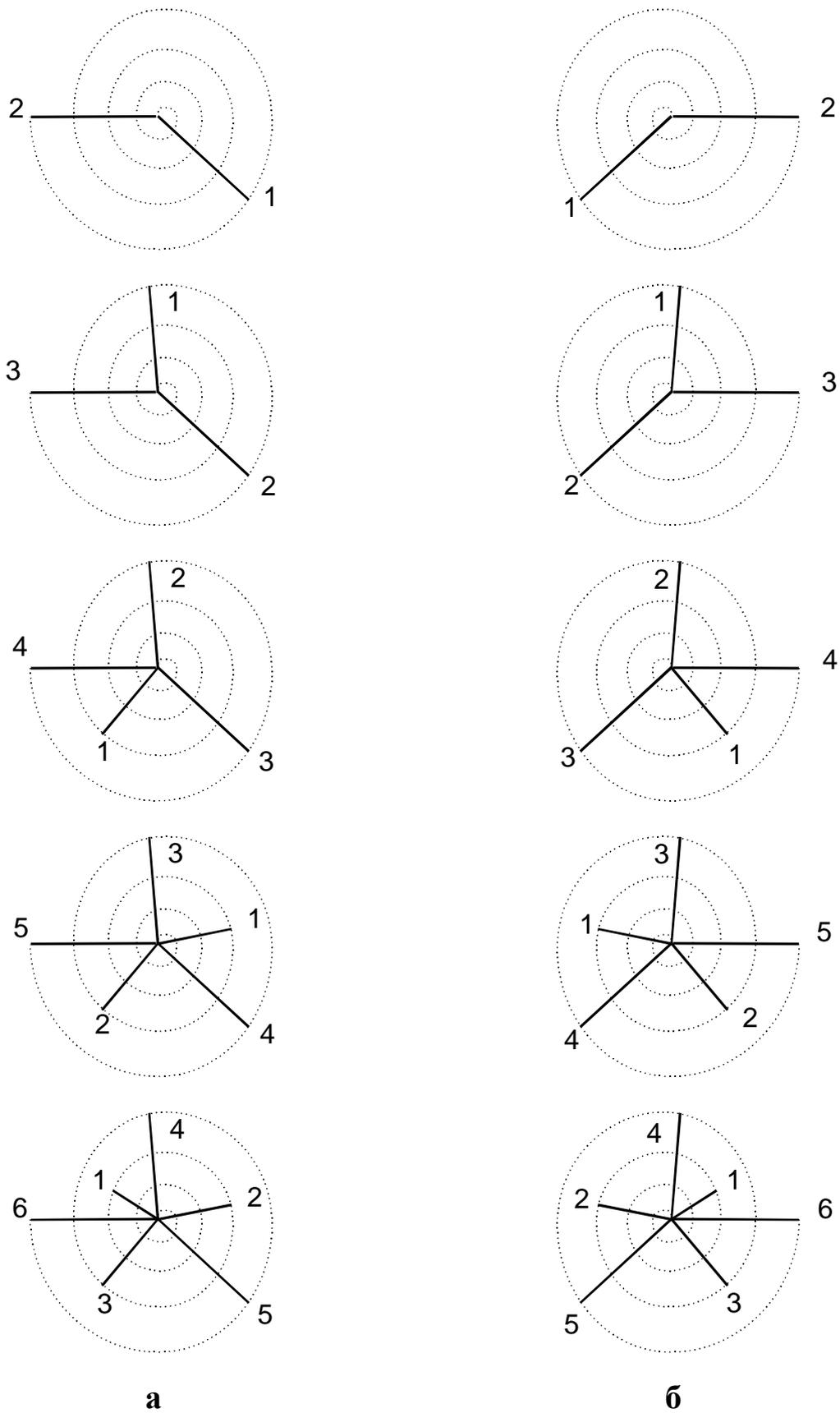


Рис. 5.2 Схема расположения боковых побегов при разном их количестве: а – левые изомеры, б – правые изомеры (вид сверху, нумерация побегов от основания к вершине)

Таблица 5.1. Среднее значение параметров побегов в верхней «мутовке» 8-летних саженцев кедра сибирского

Параметры	Апикаль- ный	Номер бокового побега по генетической спирали от вершины к основанию				
		1	2	3	4	5
Диаметр у основания побега, мм	8,2±0,19	4,1±0,08	4,0±0,08	3,7±0,08	3,0±0,06	2,5±0,07
Длина побега, см	14,4±0,78	8,2±0,34	7,8±0,37	7,2±0,34	6,0±0,21	4,0±0,29
Количество брахибластов, шт	61±3,44	25±0,79	24±0,73	21±0,90	16±0,80	9±0,74
Длина междоузлия*, мм	2,2±0,04	2,2±0,08	2,3±0,09	2,1±0,08	2,3±0,11	2,4±0,09
Отношение показателей боковых побегов к апикальному						
Диаметр у основания побега		0,50	0,49	0,45	0,36	0,31
Длина побега		0,57	0,54	0,50	0,42	0,28
Кол-во брахибластов		0,42	0,39	0,35	0,26	0,15
Длина междоузлия*, мм		1,01	1,09	0,97	1,07	1,14

\*Длина междоузлия находилась как отношение длины охвоенной части побега к количеству брахибластов

Из таблицы 5.1 и рисунка 5.3 видно, что большинство значений свойств побегов, таких как диаметр у основания, длина побега, количество брахибластов, у боковых побегов значительно ниже, чем у апикального (они составляют от 15 до 57 % от значений апикального побега). Эти свойства изменяются у боковых побегов в зависимости от места побега в генетической спирали. Имеется четкая тенденция к уменьшению значений свойств побегов при движении по генетической спирали от вершины к основанию материнского побега.

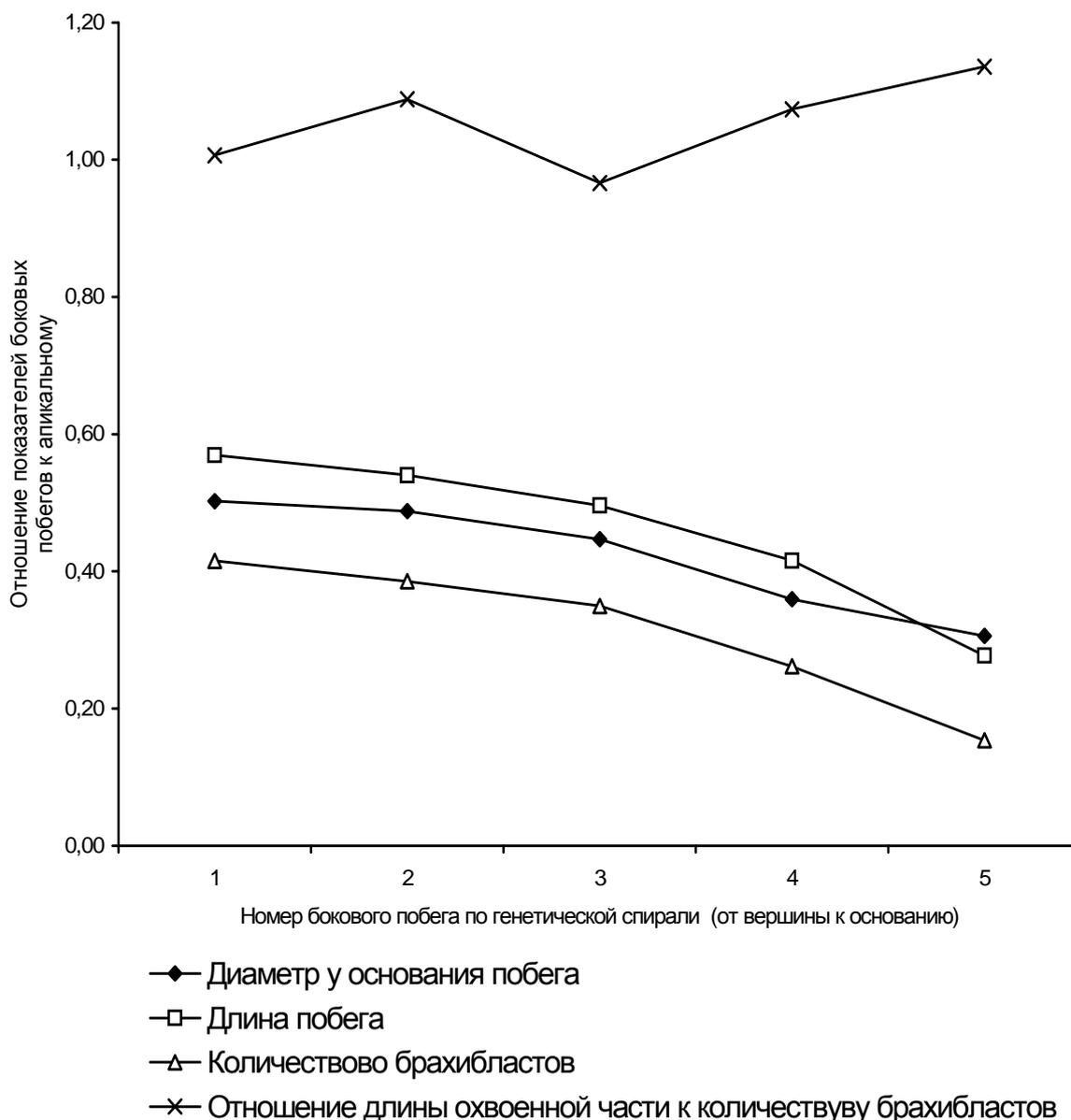


Рис. 5.3. Изменение свойств боковых побегов кедр сибирского в зависимости от его места в генетической спирали

Показатель отношения длины охвоенной части к количеству брахибластов, который характеризует степень растяжения преформированного побега, фактически одинаков у апикального и боковых побегов, а также у побегов, занимающих разное место в генетической спирали. Это указывает на то, что основные свойства побега, определяющие его вид и размеры, формируются при заложении почки.

В «мутовке» самыми большими и относительно сходными по свойствам являются верхние побеги, особенно первые 2-3, значения свойств остальных побегов резко уменьшаются. Изучение углов отклонения боковых побегов, после окончания вегетационного периода, показало, что при движении сверху

вниз по генетической спирали идет увеличение угла отклонения бокового побега от вертикали (рис. 5.4).

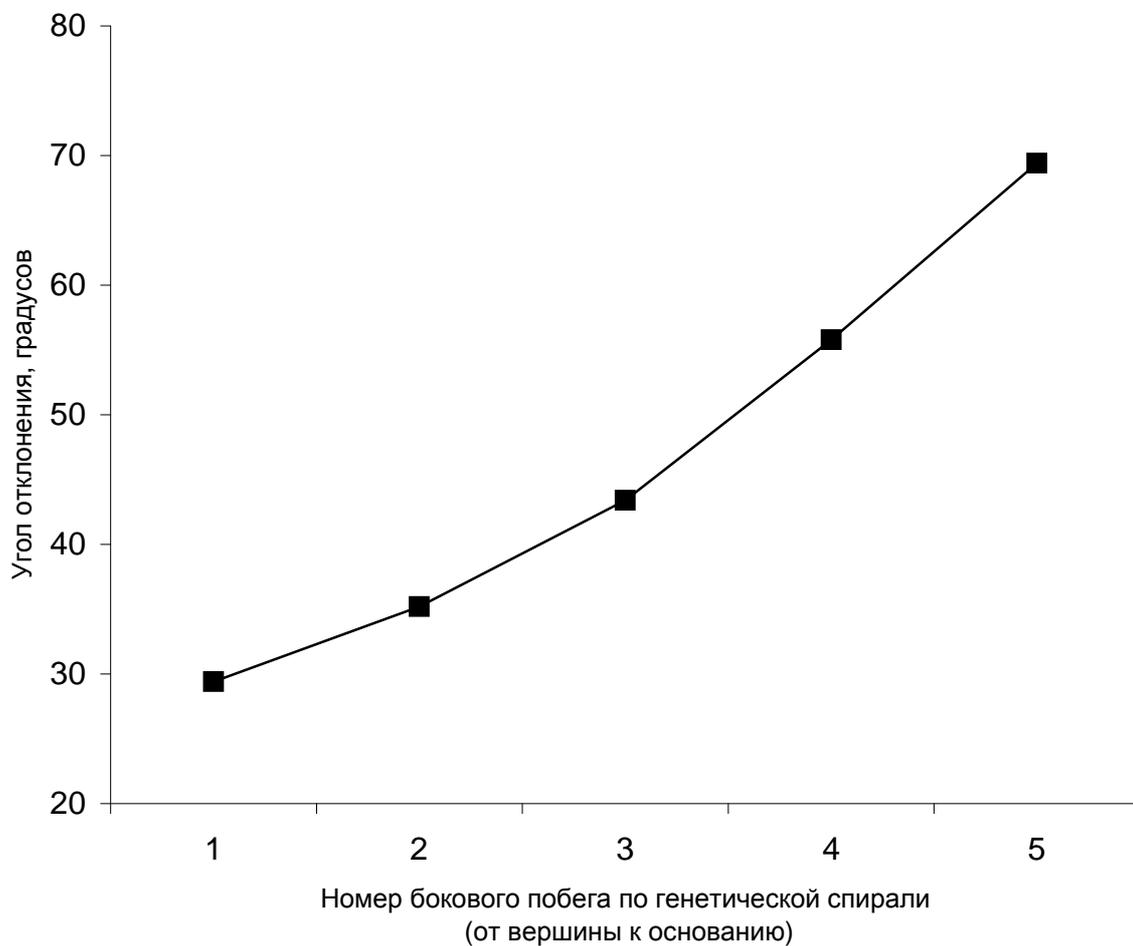


Рис. 5.4 Углы отклонения побегов кедрового саженца от вертикали в зависимости от их места в генетической спирали

Исследования, проведенные на 16-летних саженцах кедрового саженца в лесных культурах Солнечногорского лесхоза Московской обл., показали, что на степень различия свойств боковых побегов по генетической спирали влияет их количество в «мутовке» (рис. 5.5).

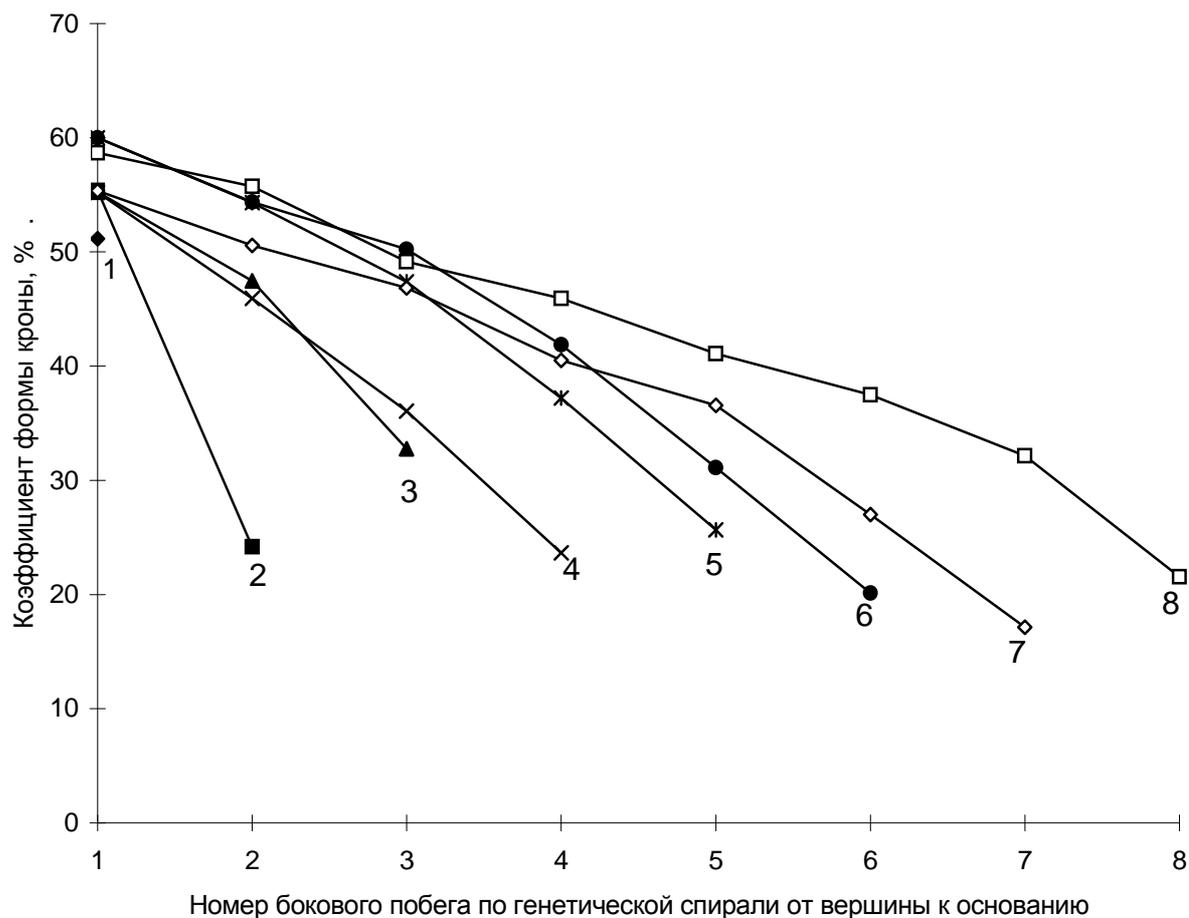


Рис. 5.5 Изменчивость коэффициента формы кроны, в зависимости от числа веток в «мутовке»

На рис. 5.5 показана зависимость коэффициента формы кроны (отношение длины бокового побега к апикальному, по Г.Ф.Привалову, 1974) от места побега в генетической спирали. Из рис. 5.5 видно, что ближайшие к основанию побеги составляют около 30% апикального, а верхние около 60%, промежуточные побеги занимают место между двумя этими показателями.

Если в «мутовке» образуется мало боковых побегов, то между ними будет большая разница в длине, хорошо будет развит один, в крайнем случае, два побега. Если дерево ежегодно образует мало боковых побегов, то это отразится на строении ее кроны. Такая форма кроны, названная асимметричной, описана Г.Ф.Приваловым (1960) для сосны обыкновенной следующим образом: «Она характеризуется небольшим числом хорошо развитых сучьев в мутовке (2-3). В пределах одной мутовки длина и толщина сучьев резко различна. Наиболее развитые сучья сильно выдаются за пределы кроны, придавая ей неправильное асимметричное строение».

На рис. 5.6 представлено распределение деревьев кедров сибирского по количеству побегов в верхней «мутовке», из которого видно, что распределение близко к нормальному, и наиболее часто встречаются растения с 5 побегами в «мутовке».

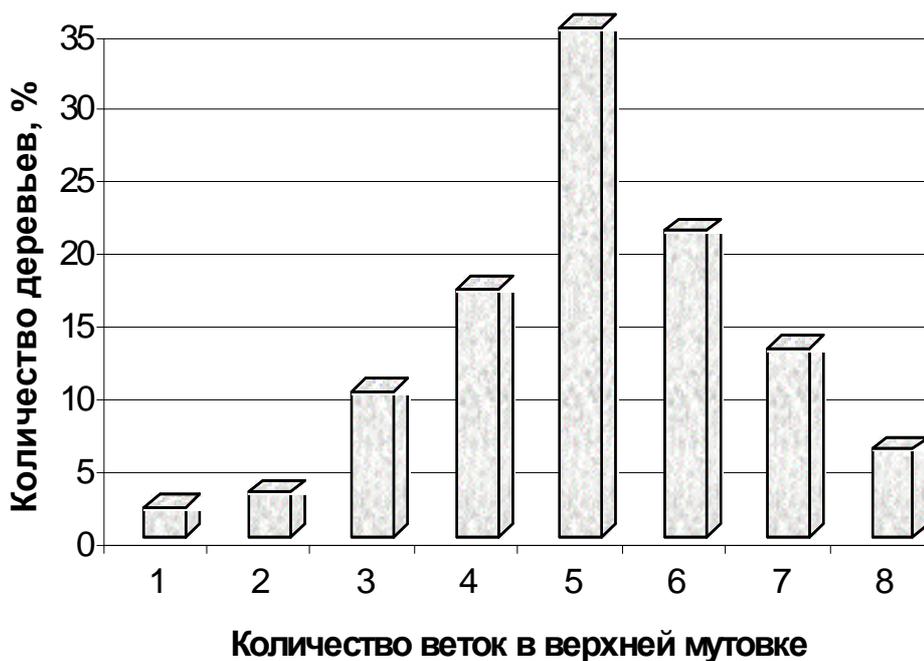


Рис. 5.6 Распределение деревьев кедров сибирского по количеству веток в «мутовке»

Закономерности, отмеченные выше у кедров сибирского, были найдены и у сосны обыкновенной при изучении свойств боковых побегов в зависимости от их положения в генетической спирали (таблица 5.2). Кроме длины побегов, при движении по генетической спирали последовательно изменяются: диаметр у основания побега, количество брахибластов на побеге, угол отклонения боковых побегов, количество боковых почек и другие показатели.

Таблица 5.2. Средние значения параметров побегов в верхней «мутовке» сосны обыкновенной

Параметры	Апикальный побег	Номер бокового побега по генетической спирали от вершины к основанию					
		1	2	3	4	5	6
Диаметр у основания побега, мм	6,2±0,15	4,7±0,11	4,2±0,12	4,1±0,10	3,7±0,09	3,0±0,07	2,1±0,11
Длина побега, см	25,9±0,60	20,2±0,68	18,8±0,62	18,0±0,61	17,8±0,63	12,8±0,51	7,2±0,59
Число брахибластов, шт	225±5,0	160±2,0	155±2,8	152±1,5	134±2,1	101±4,8	54±3,1
Длина междоузлия, мм	1,1±0,04	1,2±0,04	1,2±0,04	1,1±0,04	1,2±0,04	1,2±0,05	1,1±0,04
Средняя длина хвои, см	4,9±0,11	5,3±0,17	4,6±0,15	4,7±0,10	5,1±0,12	4,2±0,16	4,0±0,18
Угол отклонения боковых побегов от вертикали, градусов		52±1,5	54±1,6	59±0,9	65±1,1	70±1,3	82±1,3
Длина центральной почки, см	1,2±0,02	1,0±0,01	0,9±0,01	0,8±0,01	0,8±0,01	0,7±0,01	0,6±0,02
Число боковых почек, шт	5,5±0,11	3,5±0,11	3,5±0,11	3,0±0,15	3,3±0,09	2,0±0,15	0,8±0,09
Средняя длина боковых почек, см	0,9±0,01	0,7±0,02	0,6±0,02	0,6±0,02	0,6±0,02	0,5±0,01	0,4±0,01

Изменение показателей боковых побегов в отношении к апикальному приведено в таблице 5.3 и на рис. 5.7, из которых видно, что большинство параметров побега зависит от его места в генетической спирали. У верхних 4 побегов при движении от апикального конца к базальному уменьшение показателей идет медленно, и коэффициент апикального доминирования находится в пределах от 0,6 до 0,8, у 5-го и 6-го побегов идет резкое уменьшение. Вместе с тем два признака имеют совершенно отличающийся график – это средняя длина хвои на побеге и длина междоузлия (она указывает уровень растяжения побега при росте). Эти признаки боковых побегов не подвержены тормозящему действию апикального побега. Таким образом, растяжение побега не зависит от его места в генетической спирали, а уменьшение длины хвои имеет место только у самых ближних к основанию побегов. Данные признаки не находятся под жестким внутренним контролем системы, и их показатели более зависят от внешних воздействий.

Таблица 5.3. Отношение параметров боковых побегов к апикальному

Параметры	Номер бокового побега по генетической спирали от вершины к основанию					
	1	2	3	4	5	6
Диаметр у основания побега	0,75	0,67	0,65	0,59	0,48	0,34
Длина побега	0,78	0,73	0,69	0,69	0,49	0,28
Кол-во брахибластов	0,71	0,69	0,68	0,60	0,45	0,24
Длина междоузлия, мм	1,05	1,03	0,98	1,10	1,03	1,00
Средняя длина хвои	1,09	0,95	0,97	1,05	0,87	0,82
Длина центральной почки	0,85	0,78	0,72	0,72	0,61	0,50
Кол-во боковых почек	0,64	0,64	0,55	0,59	0,36	0,14
Средняя длина бок. почек	0,80	0,65	0,69	0,65	0,51	0,47

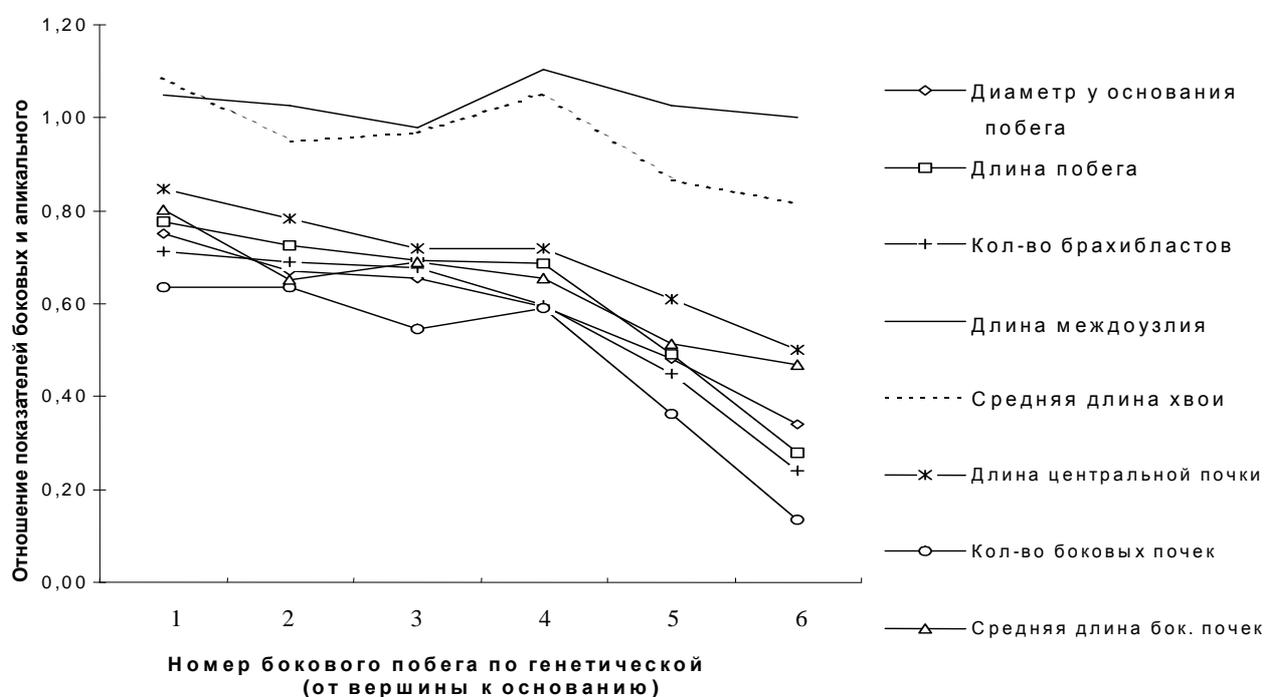


Рис. 5.7 Изменение относительных показателей боковых побегов сосны обыкновенной, в зависимости от их расположения по генетической спирали

Таким образом, контроль длины будущего бокового побега со стороны апекса происходит на стадии заложения почки, в процессе заложения чешуй боковым побегом. Ф.А.Чепик (1982) связывал отличие в развитии почек с различием в протяженности периода закладки почек. Таким образом, морфогенез во многом зависит от особенностей сезонного развития дерева.

Отдельным вопросом является различие в углах отклонения боковых побегов и причины этих различий. От угла отклонения побегов во многом зависит габитус кроны. Некоторые авторы (Гришенков, 1998; Толстопятенко, 1999) связывают углы отклонения боковых побегов исключительно с их гомодромностью, гетеродромностью, антидромностью, – т.е. с отношением изомерии центрального и боковых побегов. Все исследованные нами верхние «мутовки» сосны обыкновенной были гомодромные, при этом имелись деревья как с левой, так и с правой изомерией. На рис. 5.8 показано изменение угла отклонения бокового побега от вертикальной оси, в зависимости от места бокового побега по генетической спирали.

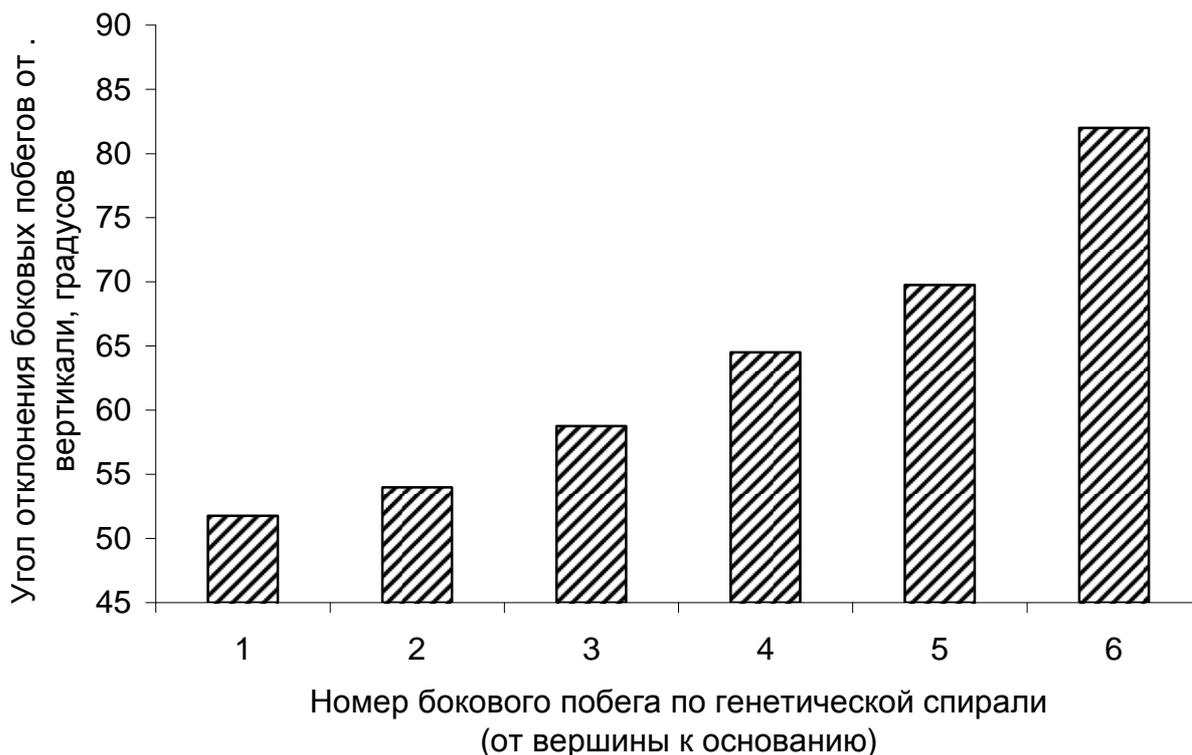


Рис. 5.8 Изменение угла отклонения боковых побегов сосны обыкновенной от вертикальной оси, в зависимости от положения по генетической спирали

Из рисунка 5.8 видна четкая зависимость угла отклонения бокового побега от его места в генетической спирали.

Таким образом, свойства боковых побегов, а в дальнейшем и развивающихся из них ветвей, зависят от места побега в «мутовке» по генетической спирали. Чем ближе боковой побег к нижнему (базальному) концу по генетической спирали, тем он меньше по размерам и тем больше угол его отклонения от оси материнского побега.

Неравнозначность боковых побегов по углу отклонения и размерам имеет большое значение при повреждении верхушечного побега и его замещении боковым побегом. Преимущество одного из побегов исключает длительную неоправданную конкуренцию. В то же время не слишком большие отличия в свойствах у верхних 4 побегов позволяет дереву создать достаточно равномерно размещенную в пространстве крону.

Количество побегов в «мутовке» и изменение их свойств по генетической спирали (особенно таких, как длина побега и угол отклонения от вертикальной оси) являются важными факторами, влияющими на габитус кроны дерева.

## **5.2 ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧЕШУЙ НА УКРОЧЕННЫХ ПОБЕГАХ**

Законам филлотаксиса подчиняются все боковые элементы побегов, в т. ч. чешуйки на почках и брахибластах.

В.А.Артемов (1976) отмечал, что вегетативные побеги у большинства представителей семейства Pinaceae образуют органы двоякого рода: защитные чешуи, или катафиллы, и собственно ассимилирующие листья (хвою). Брахибласты сосен имеют и те, и другие органы (до образования хвоинок образуется до 10 чешуй).

На спиральное расположение чешуек и хвои на брахибластах *Pinus densiflora* указывал Нанаха (1967). Ф.А.Чепик (1982) отмечал для сосны обыкновенной, что первые две чешуйки располагаются по отношению к чешуйке, в которой формируется зачаточный брахибласт, латерально, а последующие восемь чешуй располагаются спирально. Однако на рисунке (Чепик, 1982, стр.32) на поперечном разрезе полностью сформировавшегося зачаточного брахибласта все чешуи показаны супротивными. Кроме того, наши исследования показали, что и первые две чешуйки не расположены супротивно, а смещены в сторону нижнего края материнского побега. Таким образом, вопрос расположения чешуй на брахибластах сосен нельзя считать достаточно изученным.

Нами были проведены исследования расположения чешуй на брахибластах кедра сибирского в фазе освобождения хвоинок от чехликов на  $\frac{1}{2}$  длины. В этой фазе чешуйки хорошо различимы и в то же время плотно охватывают пучок из пяти хвоинок. Чешуйки пленчатые прозрачные, но их верхняя заостренная часть имеет коричневатый цвет, что позволяет легко увидеть расположение каждой чешуйки. Сами брахибласты в этой фазе еще прилегают к побегу, нижнюю часть брахибласта закрывает имеющая коричневый цвет покровная че-

шуйка, эта чешуйка, в пазухе которой образовался брахибласт. Поскольку эта чешуйка закрывает часть брахибласта, то при исследовании она отгибалась или удалялась.

Наблюдения показали, что чешуйки располагаются по генетической спирали с углом дивергенции, близким к «золотому сечению». На рис. 5.9а показана на развертке схема расположения чешуй на побеге, а на рис. 5.9б компьютерная модель расположения боковых элементов на развертке побега при угле дивергенции, близком к «золотому сечению». Расположение чешуй на брахибласте имеет те же закономерности, что и расположение чешуй на модели. Это указывает на то, что угол дивергенции чешуек брахибласта близок к «золотому сечению» и, следовательно, укороченный побег строится по тем же законам, что и удлиненный.

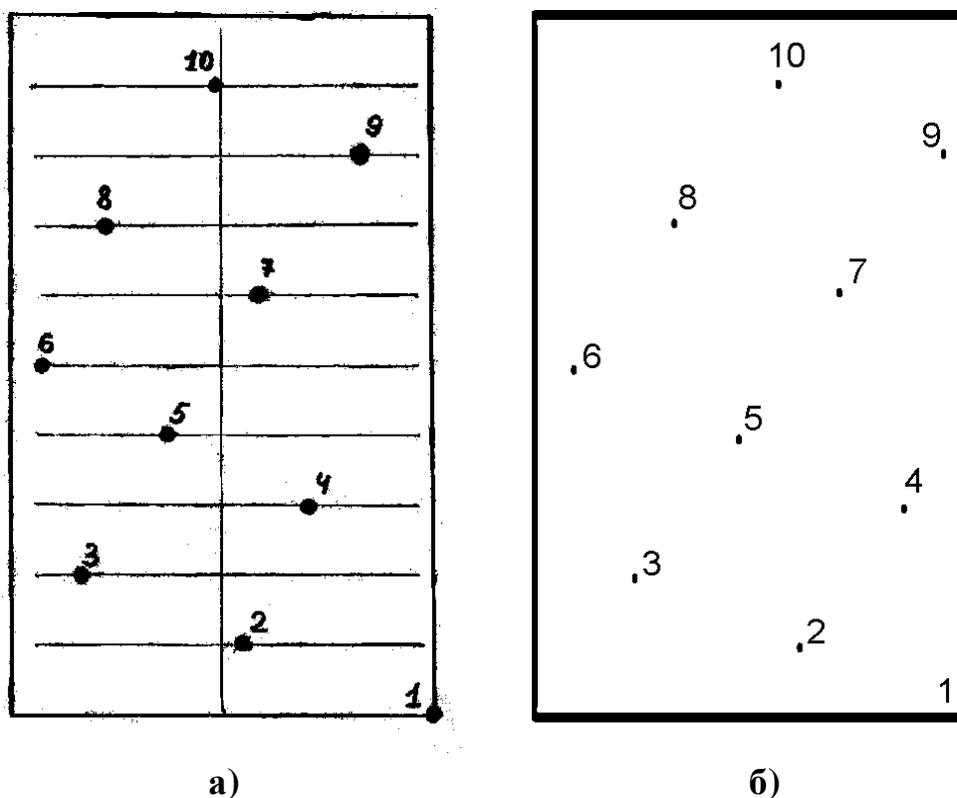


Рис. 5.9 Расположение центров чешуй на брахибласте (развертка; изомерия левая; вертикальный масштаб относительно горизонтального установлен произвольно) а) эмпирические данные; б) компьютерная модель, угол дивергенции 0,382 (нумерация чешуй от основания к вершине)

Второй важной закономерностью является строго определенное положение чешуй на брахибласте по отношению к материнскому побегу. Первые две от основания побега чешуйки образуются в строго определенных местах брахибласта. При этом в зависимости от того, где будет первая, а где вторая чешуйка, будет определяться изомерия брахибласта. На рис. 5.10 схематично

показано расположение чешуй брахибласта на правом изомере. Наблюдения показали, что первые две чешуйки расположены не супротивно, угол между ними явно меньше  $180^\circ$ .

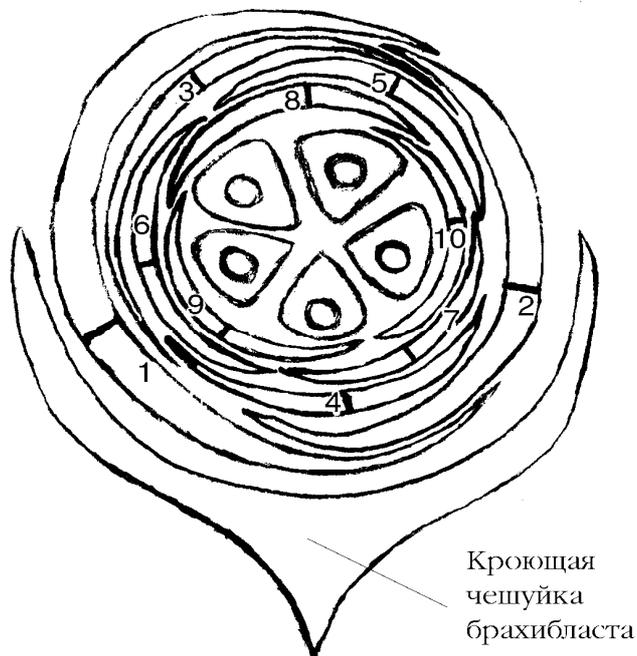


Рис. 5.10 Схема расположения чешуй брахибласта (нумерация чешуй от основания к вершине; поперечной линией отмечен центр чешуй)

Фиксированное расположение первых двух чешуек приводит к тому, что все чешуйки располагаются закономерно. Если мы будем смотреть на брахибласт со стороны покровной чешуйки (предварительно отогнув ее), то увидим одну и ту же картину, разнообразие в которую будет вносить только разная изомерия (рис. 5.11).

Такая закономерная картина дает возможность в фазе освобождения хвоинок на  $\frac{1}{2}$  длины легко определить их изомерию. Легче всего это сделать по отклонению влево или вправо седьмой чешуйки: если она находится слева то изомерия левая, если справа – правая. Седьмая чешуйка в отличие от 1-й, 2-й и 4-й, не загораживается покровной чешуйкой брахибласта, что упрощает наблюдения. Хорошим маркером изомерии брахибласта является также 9-я чешуйка.

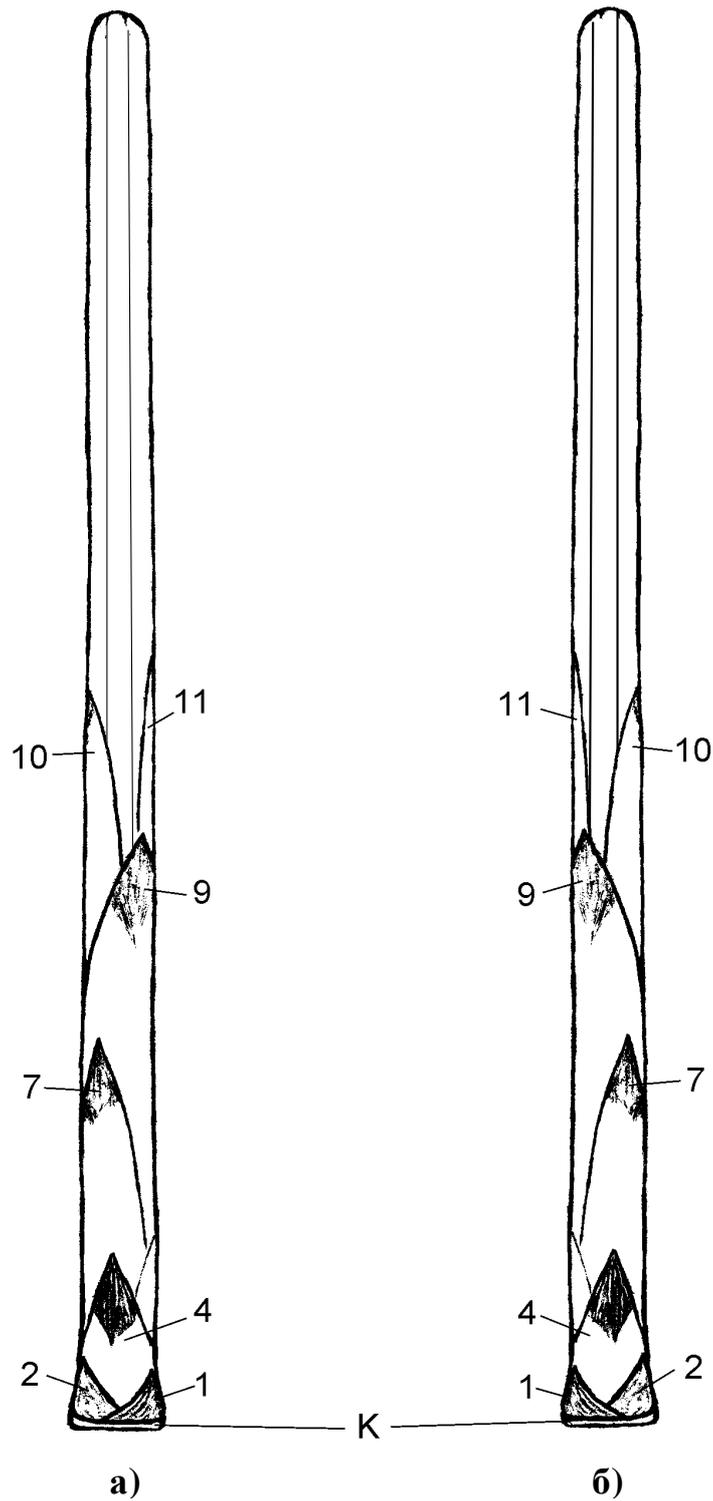


Рис. 5.11 Расположение чешуй на брахибластах кедра сибирского а) левый изомер, б) правый изомер (1-11 – номера чешуй по генетической спирали от основания к вершине; К – место прикрепления кроющей чешуйки брахибласта)

Изомерия побегов сосен, в том числе и брахибластов, имеет большое практическое значение, что отмечалось Хохриным (1977, 1984), А.И.Толстопятенко (1993, 1999), Грищенко (1998). А.И.Толстопятенко (1999) введен даже морфологический показатель, названный коэффициентом диссимметрии хвои (брахибластов), который определяется как отношение количества левых изомеров хвои на годичном побеге к правым. Поэтому наличие данной закономерности, позволяющей быстро определять изомерию брахибластов, имеет важное методическое значение.

Кроме методического значения, фиксированное расположение чешуй брахибласта по отношению к материнскому побегу имеет и теоретическое значение, поскольку в них отражается механизм закладки по спирали боковых элементов.

Брахибласт является боковым новообразованием; на основании расположения его чешуй можно сделать два эмпирических обобщения.

1. Закладка чешуй брахибласта идет по генетической спирали с углом дивергенции, близким к «золотому сечению».

2. Места образования первой и второй чешуек брахибласта строго определены.

От того, где образуется первая, а где вторая чешуйка, зависит изомерия брахибласта. Следует подчеркнуть, что в определенном месте закладывается не 1-я чешуйка, а именно 1-я и 2-я чешуйки. Именно поэтому 4-я чешуйка всегда располагается в нижней части брахибласта (по отношению к материнскому побегу), а 3-я в верхней. Достоверность данного заключения подтверждается как расположением, так и размерами этих чешуй. Поскольку для развития брахибласта расположение первых двух чешуй, видимо, не имеет существенного значения, то это расположение можно объяснить только распределением внутренних «сил» (полей) в момент закладки. Таким образом, можно сделать вывод, что выбор места закладки первых двух чешуй на боковом элементе и угол дивергенции определяется под влиянием материнского побега.

На брахибластах кедрового сибирского имеется, как правило, от 9 до 11 чешуй. В фазе освобождения хвоинок от чехликов на  $\frac{1}{2}$  длины чешуйки сильно отличаются по размерам, в таблицах 5.4, 5.5 и рис. 5.12 приведены данные по изменчивости чешуй у 10- и 11-чешуйчатых брахибластов.

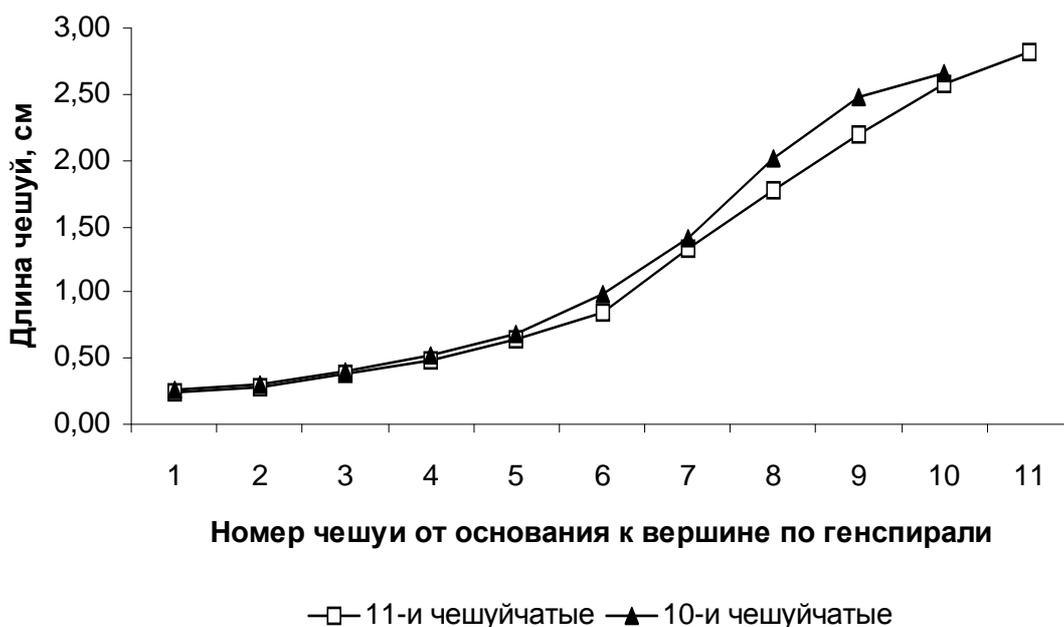


Рис. 5.12 Изменение длины чешуй на брахибластах по генетической спирали

Таблица 5.4. Изменчивость длины чешуй у 10-чешуйчатых брахибластов

Длина чешуй от основания к вершине по генетической спирали	Средняя (M), см	Станд. отклон., см	Ошибка (m), см	Коэф. вариации (V), %	Пок. точн. опыта (P), %
1	0,25	0,02	0,01	9,5	2,1
2	0,30	0,02	0,01	7,5	1,7
3	0,40	0,03	0,01	7,9	1,8
4	0,52	0,05	0,01	8,9	2,0
5	0,69	0,04	0,01	5,7	1,3
6	1,00	0,06	0,01	6,1	1,4
7	1,40	0,07	0,02	5,1	1,2
8	2,00	0,08	0,02	3,9	0,9
9	2,47	0,09	0,02	3,5	0,8
10	2,65	0,10	0,02	3,8	0,8
Длина пучка хвоя	5,72	0,13	0,03	2,4	0,5

Таблица 5.5. Изменчивость длины чешуй у 11-чешуйчатых брахибластов

Длина чешуй от основания к вершине по генетической спирали	Средняя (M), см	Станд. отклон., см	Ошибка (m), см	Коэф. вариации (V), %	Пок. точн. опыта (P), %
1	0,24	0,02	0,00	8,4	1,8
2	0,28	0,02	0,00	7,5	1,6
3	0,38	0,02	0,00	5,7	1,2
4	0,48	0,02	0,00	4,9	1,0
5	0,65	0,03	0,01	5,2	1,1
6	0,85	0,06	0,01	6,9	1,5
7	1,33	0,04	0,01	3,0	0,6
8	1,76	0,08	0,02	4,7	1,0
9	2,20	0,07	0,01	3,0	0,6
10	2,58	0,07	0,01	2,5	0,5
11	2,81	0,11	0,02	3,9	0,8
Длина пучка хвои	5,68	0,19	0,04	3,3	0,7

10-чешуйчатые брахибласты находились в основном в нижней части побега, 11-чешуйчатые – в верхнем. У 11-чешуйчатых побегов верхняя 11-я чешуйка, как правило, узкая (около 1 мм), в 2-2,5 раза уже остальных. При этом 10-я чешуйка так же, как правило, уже, чем на 10-чешуйчатом побеге.

Согласно Ф.А.Чепику (1982) зачатки чешуек закладываются с интервалом 3-4 дня, а хвои – с интервалом 5-7 дней. Первое время зачатки хвоинок различаются по величине, но к периоду покоя почек их размеры выравниваются. Нами установлено, что в период роста хвоинки имеют сходные размеры, в то время как чешуйки сильно отличаются по величине.

## **6. Заключение**

### **6.1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ЗНАНИЯ И ИХ ПРАКТИЧЕСКАЯ ОТДАЧА**

Самый частый вопрос, который задают автору: «Как можно использовать полученные Вами знания?». Действительно, даже если мы научимся изменять филлотаксис, управлять им, то для практики это вряд ли будет большое достижение. Конечно, знание законов филлотаксиса и методов его определения могут помочь в систематике, в оценке изменчивости популяций, в селекции растений. Однако основная ценность работы – теоретическая – в ней мы подходим к пониманию, как растение строит свою форму.

Когда человек создает какую либо машину, он поступает следующим образом: промысливает ее, изготавливает детали, собирает из них нечто целое и только потом приводит механизм в движение. Живой же организм с самого своего начала до самого конца находится в непрерывном движении, при этом он все время изменяется, строя и совершенствуя свою форму. Форма у организма является динамической – в ней отражены законы системного движения.

Представьте себе если бы перед вами поставили задачу модернизировать какой-либо конкретный двигатель, при этом в процессе модернизации он был бы включен и выключать его было нельзя. Думаю, что трудно было бы справиться с такой задачей. А в природе организмы и развиваются, и эволюционируют, не выходя за рамки этих условий.

Однако в медицине, экологии, экономике, социологии перед людьми уже стоят задачи производить изменения, сохраняя естественное движение. Если подходить к объекту действий (организму, экосистеме, промышленности, социуму) как к машине, т.е. механистически: остановить, разобрать, ненужные детали выбросить, новые детали вставить, снова собрать и запустить, то результаты такого подхода будут отрицательными. Спасает только избыточность системных процессов, а также то, что на «остановить и разобрать» просто не хватает сил.

Другой путь – научиться перестраиваться и изменяться, не останавливая движения, как это делает природа. Если человечество хочет выжить, то ему придется научиться делать это. И здесь нужно учиться у природы, познавая ее законы динамического формообразования. Такой подход называется системным, или, что точнее, системно-динамическим. Посмотрим, что представляет собой этот подход.

### **6.2 СИСТЕМНО-ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОДХОД**

Согласно Ю.В.Чайковскому (1992, 1996) системный подход сейчас выходит на лидирующие позиции. Однако он указывает, что методологические установки его пока не ясны, расплывчаты. Единственным четким критерием системы признается целостность.

Системный подход в таком представлении близок подходу механистическому, только обычная механическая машина заменена в нем кибернетической с обратной связью. Поэтому подход, описываемый как системный, часто на деле является скорее механистическим подходом. Это говорит о том, что системный подход еще до конца не развит и не освоен.

Разработка общей теории систем, начатая А.А.Богдановым и Л. фон Берталанфи, получившая широкое развитие в XX веке, не внесла полной ясности в понимание системы и не выработала общего методологического подхода, который мог бы стать междисциплинарным. Большое развитие во второй половине XX века получила кибернетика. Она сделала важнейшие обобщения, имеющие междисциплинарный характер. Однако в ее основе лежит, пусть сложная с обратной связью, но машина – кибернетическая машина. Определенная надежда некоторое время возлагалась на синергетику, одну из сильнейших ветвей системного подхода, которая изучает нелинейные динамические процессы. Однако сейчас говорят о кризисе и этой науки. Надежда на ее широкое междисциплинарное применение пока не оправдалось. Вместе с тем, развитие системного подхода, кибернетики, синергетики изменили представление о мире. Системное направление является сейчас активно развивающимся направлением и, видимо, станет ведущим методологическим подходом XXI века. Однако для этого он должен окончательно размежеваться с механистическим подходом, стать самостоятельным.

Главной теоретической проблемой является то, что само определение системы дается на основании механистического подхода. Система понимается, как некая целостная структура, существующая в пространстве и времени, в которой происходит взаимодействие ее частей. Это чисто механическое представление о системе. Имеется большое количество определений системы, но все они не выходят за эти рамки.

Для того, что бы стать действительно мировоззренческой основой, системный подход должен четко определить свои основания. Он не может развиваться на основе механической модели. Требуется смена оснований, которая приводит нас к системно-динамическому подходу.

Я предлагаю новый системно-динамический подход. В основе его лежат другие основания – сущности.

В системно-динамической модели пространство и время не являются сущностями – это эпифеномены. **Сущностью является движение.** Время и пространство порождаются системным (циклическим) движением. Каждая система (каждый цикл) создают свое пространство и свое время.

**В системно-динамическом подходе элементарная система – это циклическое движение. Цикл, в свою очередь, – это самовоспроизводящееся, порождающее себя движение.**

Данный взгляд постулирует, что мир состоит из движения. Согласно законам сохранения движение никуда не исчезает и ниоткуда не появляется. Одно системное движение порождает другое системное движение.

Новый цикл никогда не является точным повторением предыдущего, циклическое движение содержит в себе возможность развития. Однако из этого не следует, что нужно рассматривать циклическое развитие как спираль. Переход к спирали отводит взгляд от самого главного – того, что цикл является самовоспроизводящимся движением.

Сложные системы, состоящие из многих циклов, соизмеряют, координируют движение своих циклов, а, следовательно, корректируют свое пространство и время. Открытие координации времени привело синергетиков к концепции единых темпомиров (Курдюмов, Князева). Таким же единством обладает и системное пространство, а определяется и то и другое единством и координацией движения.

Системно-динамический подход рассматривает форму как «застывшее» движение, поэтому единство в форме вытекает из единства законов движения. Координируя свое движение, системы координируют и свою форму. Здесь уже недалеко до разгадки стиля в природе, отмеченного А.А.Любищевым.

В системно-динамическом подходе мир ассоциируется с циклоном. Циклон – это сложное движение воздушных масс, состоящее из различных взаимосвязанных циклов. Циклон зарождается, развивается и в конечном итоге рассеивается (умирает). В процессе его развития разные частицы воздуха включаются и исключаются из него, состав его все время изменяется, однако он остается целостной динамической системой. Прослеживание траекторий отдельных частиц не дает нам никакого представления о сущности циклона. Оценить траектории отдельных частиц можно только сопоставив их с общими движениями в циклоне – с циклами и с развитием этих циклов. Циклон – это диссипативная система, использующая и рассеивающая энергию (движение) материнского потока (в Европе это атлантический перенос воздушных масс).

Предтечей системно-динамического подхода следует признать В.И.Вернадского. В.И.Вернадский указал, что натуралисту не подходят пространство и время физика. Он обосновал, что сущностью жизни биосферы являются циклы, и выдвинул гипотезу, что возникновение Вселенной и жизни произошло одновременно. При этом жизнь он понимал очень широко, не только как жизнь биологическую.

То, что время создается циклическим движением, воспринимается достаточно просто, сложнее с пространством. Однако, рассмотрев циклон и частицу в нем, мы увидим не однородное пространство Ньютона, а неоднородное и анизотропное пространство Вернадского. А неоднородность и анизотропность этого пространства порождены самой системой – циклическим движением. Интересно, что необратимость (и обратимость) у пространства и времени сходны.

Естественно, цикл не следует рассматривать только как кольцеобразное движение. Жизненный цикл – это то же самовоспроизводящееся системное движение. Главной чертой динамической системы является самовоспроизведение цикла.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Араратян А.Г. Листорасположение и числа Фибоначчи. // Биологический ж-л Армении т. 20, № 11, 1967, С. 68-84.
2. Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. М.: Из-во МГУ, 1987. 239 с.
3. Белоусов Л.В. Онтогенетическая модель рядов Фибоначчи в апикальных меристемах растений. // Журнал общей биологии, т.37, № 6, 1976, С. 900-911.
4. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. - Л. :Наука, 1978. 189 с.
5. Брынцев В.А. Особенности расположения метамеров у побегов сосны обыкновенной и кедра сибирского // Лесоведение. - М., 1996. - № 6, С. 62-66
6. Брынцев В.А. Закономерности спирального листорасположения // Журнал общей биологии, 2000, т. 61, № 3, С. 325-335
7. Брынцев В.А. Морфогенез сосны кедровой сибирской в условиях интродукции. // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. доктора с.-х. наук, М.: МГУЛ, 2002а, 44 с.
8. Брынцев В.А. Параметры боковых удлиненных побегов сосны обыкновенной и сосны кедровой сибирской в зависимости от их места в мутовке. // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел биологический. 2002б, т. 107, вып. 4. С. 78-81.
9. Вейзе Д.Л. Листорасположение и числа Фибоначчи. / Природа. №5, 1996. С. 37-47.
10. Голиков А.М. Использование морфологических признаков шишек и семян сосны обыкновенной при селекции. Л. 1981, 27 с.
11. Гришенков В.А. Культуры кедра сибирского в нечерноземном центре европейской части России. / Автореф. дисс. канд. с.-х. наук, М. 1998, 20 с.
12. Лигачев И.Н. Изменчивость морфологических признаков и биоэкологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР. // Тр. Ин-та леса и древесины. Вып. 54. Красноярск, 1962, С 189-222.
13. Лодкин А.А. Математическое моделирование филлотаксиса. // V всероссийская школа по теоретической морфологии растений. Научные доклады. Львов. 1987. С. 59-65.
14. Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сборник статей. М.: Наука, 1982, 278 с.
15. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, Наука. 1972, 274с.
16. Паутов А.А. К вопросу о механизмах регуляции листорасположения в пределах годичного побега. // Вестник Санкт-Петербургского Университета, вып. 1, № 3, 1993. С. 55-62.
17. Петров Э.А. Информационный подход к проблеме филлотаксиса: теоретическое обоснование универсальности ряда углов дивергенции листорасположения. // Физиология растений, т. 40, № 6, 1993. С. 863-866.

- 18.Петров Э.А. Морфометрические инварианты растений, насекомых и позвоночных. // Журнал общей биологии, т.58, № 4, 1997, С. 62-76.
- 19.Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964, 192с.
- 20.Привалов Г.Ф. Формы сосны в лесной опытной даче Сибирского отделения АН СССР // Известия Сибирского отделения АН СССР. 1960. № 5, С.88-92.
- 21.Привалов Г.Ф. Соматический мутагенез у растений (на примере некоторых видов древесных) //Автор. дисс. на соиск. уч. ст. доктора биол. наук, Новосибирск, СО АН СССР, 1974, 41с.
- 22.Раздайводин А.Н. Диссимметрическая изменчивость ели европейской и ели сибирской по шишкам. // Научн. труды МЛТИ, 1992, Вып. 256. С. 48-51.
- 23.Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952, 391 с.
- 24.Серебряков И.Г. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Европейской части СССР. // Бюллетень Московского общества испытателей природы, т. 59, вып. 1, 1954, С. 53-69
- 25.Синнот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963, 603 с.
- 26.Толстопятенко А.И. Диссимметрия биологических объектов. Калуга, 1993, 76с.
- 27.Толстопятенко А.И. Формообразование и репродуктивная способность лесных древесных пород в связи с их структурной диссимметрической организацией. / Автореф. дисс. на соиск. уч. степени док. биол. наук, М.: МСХА, 1999, 33 с.
- 28.Хохрин А.В., Ведьманов В.Д., Шумель Г.И. О диссимметрической изменчивости лиственницы и сосны. // Труды Уральского лесотехнического ин-та, вып. 27, 1973, С.171-174.
- 29.Хохрин А.В. Значение диссимметрической изменчивости для селекции древесных растений. // Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск. 1977. С. 136-138.
- 30.Хохрин А.В. Значение диссимметрической изменчивости при интродукции и селекции древесных растений. //Сб. научных трудов / Никитский ботанический сад. 1984, т 92, С 6-21
- 31.Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. – М.: Наука, 1990. – 272 с.
- 32.Чайковский Ю.В. Познавательные модели, плюрализм и выживание. // Путь: Международный философский журнал. – 1992. № 1. – Электронная версия.
- 33.Чайковский Ю.В. О познавательных моделях. / Исследования по математической биологии. Сб. памяти А.Д.Базыкина. Пушино. 1996. с. 170-184.
- 34.Чепик Ф.А. Биология развития и типы морфогенеза побегов древесных растений. Л.: ЛТА, 1982. 72 с.

35. Юрасов П.Б., Лобанов А.И. Диссиметрия шишек хвойных и способ ее определения у лиственницы сибирской. // Лесохозяйственная информация, № 3, 2001, С. 19-23.
36. Adler I. A model of contact pressure in phyllotaxis. // Journal of Theoretical Biology Vol.45. 1974. P.1-79.
37. Adler I. The consequences of contact pressure in phyllotaxis. // Journal of Theoretical Biology Vol.65. 1977. P. 29-77.
38. Adler I., Barabe D., Jean R.V. A History of the study of phyllotaxis. // Annals of Botany Vol. 80, 1997. P. 231-244.
39. Airy H. 1873. On leaf-arrangement. Proceedings of the Royal Society 21: 176.
40. Barabe D, Jean R.V. The constraints of global form on phyllotactic organization: the case of Symplocarpus (Araceae). // Journal of Theoretical Biology 178. 1996. P.393-397.
41. Battjes J, Vischer N.O.B, Bachmann K. Capitulum phyllotaxis and numerical canalization in *Microseris pygmaea*. // American Journal of Botany 80. 1993. P. 419-428.
42. Braun A. Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung überhaupt. Verhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher 15. 1831. P. 195-02.
43. Braun, A. Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, nebst Andeutung der Hauptsächlichen Blattstellungsgesetze und Insbesondere der Neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen Verschiedener Maasse. Flora 18. 1835. P. 145-191.
44. Bravais L, Bravais A. Essai sur la disposition des feuilles curvisériees. // Annales des Sciences Naturelles Botanique 1837. 7: 42-110; 193-221; 291-348; 8: 11-42.
45. Bursill L.A. Quasicrystallography on the spiral of Archimedes. // International Journal of Modern Physics Letters B 4. 1990: 2197-2216.
46. Carr D.J. Positional information in the specification of leaf, flower and branch arrangement. In: Barlow PW, Carr DJ, eds. Positional controls in plant development. Cambridge: Cambridge University Press, 1984. P.441-160.
47. Chapman J.M, Perry R. A diffusion model of phyllotaxis. // Annals of Botany 60. 1987. P. 377-389.
48. Church A.H. On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. 1904. London: Williams and Norgate.
49. Coxeter H.S.M. The role of intermediate convergents in Taylor's explanation of phyllotaxis. // Journal of Algebra 20. 1972. P. 167-175.
50. Dixon R. Green spirals. In: Hargittai I, Pickover CA, eds. Spiral symmetry. Singapore: World Scientific, 1992. P.353-368.
51. Douady S, Couder Y. Phyllotaxis as a physical self-organized process. // Physical Review Letters 68. 1992. P. 2098-2101.

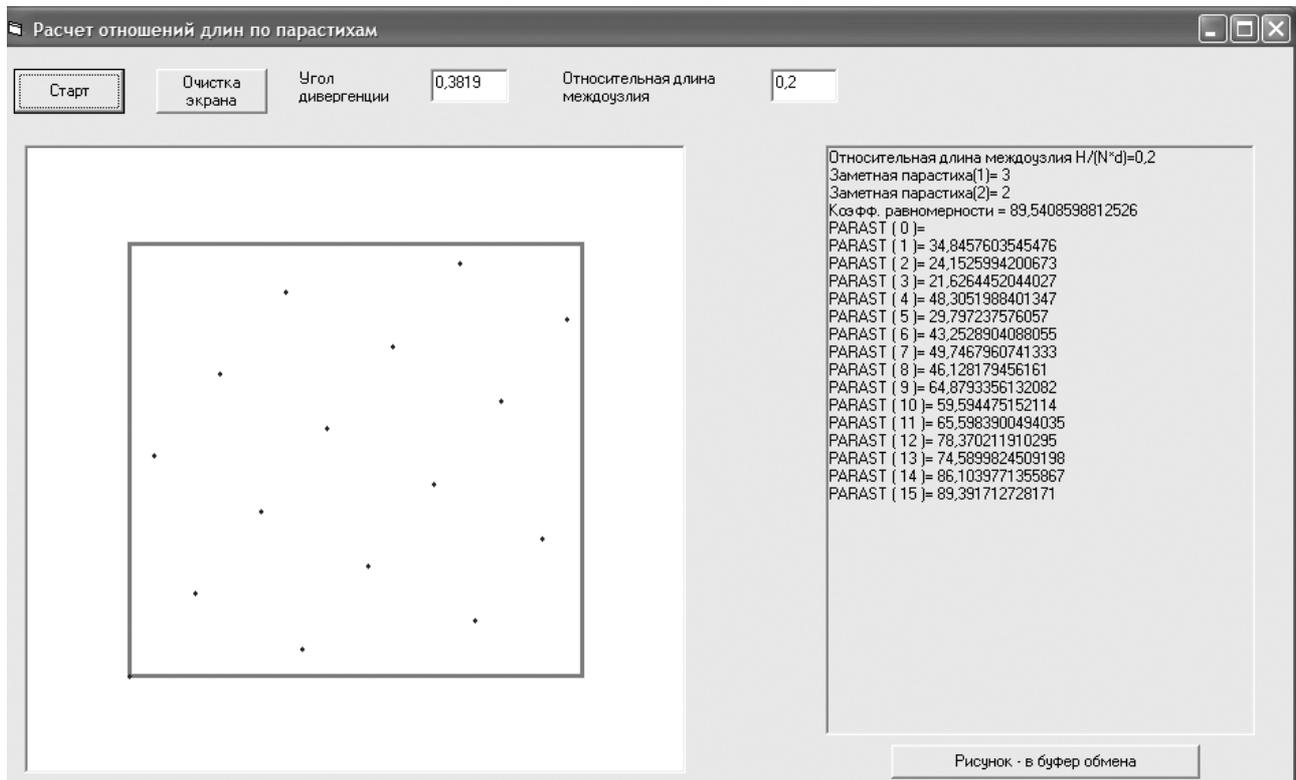
52. Douady S, Couder Y. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process. Part III. The simulation of the transient regimes of ontogeny. // *Journal of Theoretical Biology* 178. 1996. P. 295-312.
53. Erickson R.O. The geometry of phyllotaxis. In: Dale JE, Milthorpe FL, eds. *The growth and functioning of leaves*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. P.53-88.
54. Green P.B. Morphogenesis. In: Stewart F.C, Bidwell R.G, eds. *Plant physiology. A treatise. Volume X*. New York: Academic Press, 1991. P.1-64.
55. Green P.B. Pattern formation in shoots: A likely role for minimal energy configurations of the tunica. // *International Journal of Plant Sciences* 153. 1992. P. 59-75.
56. Green P.B, Steele C.S, Rennich S.C. Phyllotactic patterns: a biophysical mechanism for their origin. // *Annals of Botany* 77. 1996. P. 515-527.
57. Guedes M, Dupuy P. From decussation to distich, with some comments on current theories of phyllotaxies. // *Botanical Journal of the Linnean Society* 87. 1983. P. 1-12.
58. Hanaha J. Growth and development in the shoot apex of *Pinus densiflora*. // *The Botanical Magazine*, Vol. 80, Tokyo, 1967
59. Hofmeister W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. In: Bary A de, Irmisch TH, Sachs J, eds. *Handbuch der Physiologischen Botanik*. Leipzig: Engelmann, 1868. 405-664.
60. Iterson G van. *Mathematische und Mikroskopisch-Anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen*. 1907. Jena: Gustav Fischer.
61. Jean R.V. A systemic model of growth in botanometry. // *Journal of Theoretical Biology* 87. 1980. P. 569-584.
62. Jean R.V. *Mathematical approach to pattern and form in plant growth*. 1984. New York: Wiley-Interscience.
63. Jean R.V. *Phyllotaxis*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994, 386 p.
64. Levitov L.S. Energetic approach to phyllotaxis. *Europhysics Letters* 14. 1991 a. P. 533-539.
65. Levitov L.S. Phyllotaxis of flux lattices in layered superconductors. // *Physical Review Letters* 66. 1991 b. P. 224-227.
66. Linden van der F.M.J. Creating phyllotaxis, the dislodgement model. // *Mathematical Biosciences* 100. 1990. P. 161-200.
67. Linden van der F.M.J. Creating phyllotaxis: the stack-and-drag model. // *Mathematical Biosciences* 133. 1996. P. 21-50.
68. Lyndon RF. *Plant development: the cellular basis*. 1990. London: Unwin Hyman.
69. Mackay A.L. Generalized crystallography. // *Computers and Mathematics with Applications* 12B. 1986. P. 21-37.
70. Marzec C.J, Kappraff J. Properties of maximal spacing on a circle related to phyllotaxis and to the golden mean. // *Journal of Theoretical Biology* 103. 1983. P. 201-226.

71. Meicenheimer R.D. Changes in *Epilohium* phyllotaxy induced by N-1-Naphthylphthalamic acid and a-4-Chlorophenoxyisobutyric acid. // *American Journal of Botany* 68. 1981. P. 1139-1154.
72. Meicenheimer R.D. Change in *Epilohium* phyllotaxy during reproductive transition. // *American Journal of Botany* 69. 1982. P. 1108-1118.
73. Meicenheimer RD. Role of stem growth in *Linum usitatissimum* leaf trace patterns. // *American Journal of Botany* 74. 1987. P. 857-867.
74. Montgomery W.W. The origins of the spiral theory of phyllotaxis. // *Journal of the History of Biology* 3. 1970. P. 299-323.
75. Niklas K.J. The role of phyllotactic pattern as a 'Developmental Constraint' on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* 42. 1988. P. 1-16.
76. Palmer J.H, Hernandez F.L. Organization of florets and seed rows in the sunflower capitulum. / *Proceedings of the 7th Australian Sunflower Workshop Echuca, 1988 a.* P.31-44.
77. Palmer J.H, Hernandez F.L. Techniques to change the number of florets and seed rows in the sunflower capitulum. / *Proceedings of the 12th International Sunflower Conference 2, Novi Sad, Yugoslavia, 1988 b.* P.156-157.
78. Plantefol L. La phyllotaxie. *Annee Biologic/He* 54. 1950.: 447-460.
79. Richards F.J. The geometry of phyllotaxis and its origin. / *Symposium of the Society for Experimental Biology* 2. 1948.: 217-245.
80. Ridley J.N. Packing efficiency in sunflower heads. // *Mathematical Biosciences* 58. 1982. P. 129-139.
81. Rivier N. A botanical quasicrystal. // *Journal de Physique France Colloque C3 Supplement 7.* 1986. P. 299-309.
82. Rivier N. Crystallography of spiral lattices. // *Modern Physics Letters B* 2. 1988. P. 953-960.
83. Roberts D.W. The chemical contact pressure model for phyllotaxis: application to phyllotaxis changes in seedlings and to anomalous phyllotaxis. // *Journal of Theoretical Biology* 125. 1987. P. 141-161.
84. Rothen F, Koch A.J. Phyllotaxis, or the properties of spiral lattices. I. Shape invariance under compression. // *Journal de Physique France* 50. 1989a. P. 633-657.
85. Rothen F, Koch A.J. Phyllotaxis or the properties of spiral lattices. II. Packing of circles along logarithmic spirals. // *Journal de Physique France* 50. 1989b. P. 1603-1621.
86. Ryan G.W., Rouse J.L., Bursill L.A. Quantitative analysis of sunflower seed packing. // *Journal of Theoretical Biology* 147. 1991. P. 303-328.
87. Rutishauser R. Der Plastochronquotient als Teil einer quantitativen Blattstellungsanalyse bei Samenpflanzen. // *Beitrage zur Biologie der Pflanzen* 57. 1982. P. 323-357.
88. Sachs J. *Text book of botany*, 2nd edn. 1882. London: Oxford University Press.
89. Sattler R. Towards a more dynamic plant morphology. // *Acta Biotheoretica* 38. 1990. P. 303-315.

90. Sattler R. Process morphology: structural dynamics in development and evolution. // *Canadian Journal of Botany* 70. 1992. P. 708-714.
91. Schimper C.F. Beschreibung des Symphytum Zeyheri und seiner zwei deutschen Verwandten der *S. bulbosum* Schimper und *S. tuberosum* Jacqu. // *Geiger's Magazine für Pharmacie* 29. 1830. P. 1-92.
92. Schoute J.C. Beiträge zur Blattstellungslehre. I. Die Theorie. *Recueil de Travaux Botaniques Neerlandais* 10. 1913. P. 153-339.
93. Schwabe W.W. Phyllotaxis. In: Barlow PW, Carr DJ, eds. *Positional control in plant development*. Cambridge: Cambridge University Press, 1984. P.403-440.
94. Schwendener S. *Mechanische Theorie der Blattstellungen*. 1878. Leipzig: Engelmann.
95. Snow M, Snow R. Experiments on phyllotaxis. I. The effect of isolating a primordium. // *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 221B. 1931. P. 1-43.
96. Snow M, Snow R. A theory of the regulation of phyllotaxis based on *Lupinus albus*. // *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 244B. 1962. P. 483-513.
97. Tait P.G. On phyllotaxis. *Proceedings of the Royal Society Edinburgh* 1. 1872. P. 391-394.
98. Thompson D.W. *On growth and form*. 1917. Cambridge: Cambridge University Press.
99. Thornley J.H.M. Phyllotaxis II: a description in terms of intersecting logarithmic spirals. // *Annals of Botany* 39. 1975. P. 509-524.
100. Thornley J.H.M, Johnson IR. *Plant and crop modelling*. 1990. Oxford: Clarendon Press.
101. Turing AM. The chemical basis of morphogenesis. // *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 237B. 1952. P. 37-52.
102. Wardlaw CW. Experiments on organogenesis in ferns. *Growth (suppl.)* 13. 1949. P. 93-131.
103. Wiesner J. Bemerkungen über Rationale und Irrationale Divergenzen. *Flora* LVIII, 1875. 113-115, 139-143.
104. Williams RF. *The shoot apex and leaf growth: a study in quantitative biology*. 1975. Cambridge: Cambridge University Press.
105. Zagorska-Marek B. Phyllotaxis triangular unit; phyllotactic transitions as the consequences of the apical wedge disclamations in a crystal-like pattern of the units. // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 56. 1987. P. 229-255.
106. Zagorska-Marek B. Phyllotactic diversity in *Magnolia* flowers. // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 63. 1994. P. 117-137.

## Приложения

Интерфейс и листинг программы расчета положения листьев на побеге в зависимости от угла дивергенции и относительной длины междоузлия



```
Private Sub Command1_Click()  
    Picture1.Scale (0, 0)-(130, 130)
```

```
    P = 110
```

```
    K = 110
```

```
    Dim X(10000), Y(10000), PARAST(10000), DLINA(10), KOROT_PAR(10)
```

```
    Rem ВВОД ПЕРЕМЕННЫХ
```

```
    KF = Text2.Text 'Угол дивергенции в частях окружности
```

```
    H = 90 'Длина побега
```

```
    ODM = Текст1.Text 'Относительная длина междоузлия
```

```
    O = 90 'D * 3.14 ширина развертки побега
```

```
    L = 20 'P - O
```

```
    M = 20 'K - H
```

```
    XLP = L
```

```
    LP = O * KF
```

```
    YMK = M + H
```

```
    D = O / 3.14
```

```
    C = H / (D * ODM)
```

```
    Rem Вычисление координат точек, запись их в массив
```

```

For N = 0 To C Step 1
  If XLP >= P Then XLP = XLP - O
  X(N) = XLP
  XLP = XLP + LP
  Y(N) = YMK
  YMK = YMK - H / C
Next N

```

```

Rem Расчет расстояний между ближайшими точками в парастихе
For N = 0 To C
  If X(N + 1) <= L + O / 2 Then GoTo L:
    PARAST(N + 1) = Sqr((P - X(N + 1)) ^ 2 + (M + H - Y(N + 1)) ^ 2)

  GoTo M:
L: PARAST(N + 1) = Sqr((X(N + 1) - L) ^ 2 + (M + H - Y(N + 1)) ^ 2)

M:
Next N

```

```

Rem Отыскание наименьшего расстояния
For N = 1 To C
  For R = 1 To C
    If R = N Then GoTo D:
    If PARAST(N) - PARAST(R) > 0 Then GoTo C:
D:
  Next R
  GoTo E:
C:
Next N
E:
  DLINA(1) = PARAST(N)
  KOROT_PAR(1) = N

```

```

Rem Отыскание второго наименьшего расстояния
For N = 1 To C
  For R = 1 To C
    If R = N Then GoTo F:
    If N = KOROT_PAR(1) Then GoTo G:
    If R = KOROT_PAR(1) Then GoTo F:
    If PARAST(N) - PARAST(R) > 0 Then GoTo G:
F:
  Next R
  GoTo H:
G:
Next N

```

H:

DLINA(2) = PARAST(N)

KOROT\_PAR(2) = N

Rem Расчет отношений между наименьшими расстояниями

GARMONIA = DLINA(1) / DLINA(2) \* 100 'показывает коэффициент  
равномерности

Rem Вывод на экран текста и рисунка

Picture2.Print "Относительная длина междоузлия H/(N\*d)="; ODM

Picture2.Print "Заметная парастиха(1)="; KOROT\_PAR(1)

Picture2.Print "Заметная парастиха(2)="; KOROT\_PAR(2)

Picture2.Print "Коэффициент равномерности ="; GARMONIA

Picture1.DrawWidth = 3 'Установка размеров линий и точек

Picture1.Line (L, M)-(P, K), QBColor(6), B

For N = 0 To C Step 1

Picture1.DrawWidth = 2

Picture1.PSet (X(N), Y(N)), QBColor(1)

Next N

End Sub

Private Sub Комманда1\_Click()

'Очистка экрана

Picture1.Cls

Picture2.Cls

End Sub

Private Sub Комманда2\_Click()

'Копирование изображения в буфер обмена

'AutoRedraw должен иметь значение True

Clipboard.SetData Picture1.Image

End Sub

Приложение 2

Таблица для определения угла дивергенции по длине цикла парастих для шишек (побегов) с одной генетической спиралью

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0	МКТ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,001	1000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,002	500,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,003	333,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,004	250,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,005	200,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,006	166,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,007	142,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,008	125,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,009	111,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,01	100,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,011	90,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,012	83,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,013	76,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,014	71,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,015	66,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,016	62,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,017	58,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,018	55,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,019	52,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,02	50,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,021	47,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,022	45,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,023	43,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,024	41,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,025	40,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,026	38,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,027	37,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,028	35,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,029	34,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,03	33,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,031	32,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,032	31,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,033	30,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,034	29,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,035	28,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,036	27,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,037	27,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,038	26,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
0,039	25,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,0
0,04	25,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1
0,041	24,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1
0,042	23,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,0	-2,2
0,043	23,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,3
0,044	22,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,3
0,045	22,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,4

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,046	21,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,0	-2,2	-2,5
0,047	21,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,3	-2,6
0,048	20,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,4	-2,7
0,049	20,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,4	-2,8
0,05	20,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,0	-2,2	-2,5	-2,9
0,051	19,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,0	-2,3	-2,6	-3,0
0,052	19,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,3	-2,7	-3,1
0,053	18,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,4	-2,7	-3,2
0,054	18,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,5	-2,8	-3,4
0,055	18,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,5	-2,9	-3,5
0,056	17,9	-	-	-	-	-	-	-	-2,0	-2,3	-2,6	-3,0	-3,7
0,057	17,5	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,3	-2,7	-3,2	-3,9
0,058	17,2	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,4	-2,8	-3,3	-4,1
0,059	16,9	-	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,4	-2,8	-3,4	-4,3
0,06	16,7	-	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,5	-2,9	-3,6	-4,5
0,061	16,4	-	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,6	-3,0	-3,7	-4,8
0,062	16,1	-	-	-	-	-	-	-	-2,3	-2,6	-3,1	-3,9	-5,2
0,063	15,9	-	-	-	-	-	-	-2,0	-2,3	-2,7	-3,3	-4,1	-5,5
0,064	15,6	-	-	-	-	-	-	-2,0	-2,4	-2,8	-3,4	-4,3	-6,0
0,065	15,4	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,4	-2,9	-3,5	-4,5	-6,5
0,066	15,2	-	-	-	-	-	-	-2,1	-2,5	-2,9	-3,6	-4,8	-7,0
0,067	14,9	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,5	-3,0	-3,8	-5,1	-7,8
0,068	14,7	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,6	-3,1	-4,0	-5,4	-8,6
0,069	14,5	-	-	-	-	-	-	-2,2	-2,6	-3,2	-4,1	-5,8	-9,7
0,07	14,3	-	-	-	-	-	-	-2,3	-2,7	-3,3	-4,3	-6,3	-11,1
0,071	14,1	-	-	-	-	-	-	-2,3	-2,8	-3,4	-4,6	-6,8	-13,0
0,072	13,9	-	-	-	-	-	-2,0	-2,4	-2,8	-3,6	-4,8	-7,4	-15,6
0,073	13,7	-	-	-	-	-	-2,0	-2,4	-2,9	-3,7	-5,1	-8,1	-19,6
0,074	13,5	-	-	-	-	-	-2,1	-2,5	-3,0	-3,8	-5,4	-8,9	-26,3
0,075	13,3	-	-	-	-	-	-2,1	-2,5	-3,1	-4,0	-5,7	-10,0	-40,0
0,076	13,2	-	-	-	-	-	-2,1	-2,6	-3,2	-4,2	-6,1	-11,4	-83,3
0,077	13,0	-	-	-	-	-	-2,2	-2,6	-3,3	-4,3	-6,5	-13,2	1000
0,078	12,8	-	-	-	-	-	-2,2	-2,7	-3,4	-4,5	-7,0	-15,6	71,4
0,079	12,7	-	-	-	-	-	-2,2	-2,7	-3,5	-4,8	-7,6	-19,2	37,0
0,08	12,5	-	-	-	-	-	-2,3	-2,8	-3,6	-5,0	-8,3	-25,0	25,0
0,081	12,3	-	-	-	-	-	-2,3	-2,8	-3,7	-5,3	-9,2	-35,7	18,9
0,082	12,2	-	-	-	-	-	-2,3	-2,9	-3,8	-5,6	-10,2	-62,5	15,2
0,083	12,0	-	-	-	-	-	-2,4	-3,0	-4,0	-5,9	-11,5	-250,0	12,7
0,084	11,9	-	-	-	-	-2,0	-2,4	-3,0	-4,1	-6,3	-13,2	125,0	10,9
0,085	11,8	-	-	-	-	-2,0	-2,5	-3,1	-4,3	-6,7	-15,4	50,0	9,5
0,086	11,6	-	-	-	-	-2,1	-2,5	-3,2	-4,4	-7,1	-18,5	31,3	8,5
0,087	11,5	-	-	-	-	-2,1	-2,6	-3,3	-4,6	-7,7	-23,3	22,7	7,6
0,088	11,4	-	-	-	-	-2,1	-2,6	-3,4	-4,8	-8,3	-31,3	17,9	6,9
0,089	11,2	-	-	-	-	-2,1	-2,7	-3,5	-5,0	-9,1	-47,6	14,7	6,4
0,09	11,1	-	-	-	-	-2,2	-2,7	-3,6	-5,3	-10,0	-100,0	12,5	5,9
0,091	11,0	-	-	-	-	-2,2	-2,8	-3,7	-5,5	-11,1	1000	10,9	5,5
0,092	10,9	-	-	-	-	-2,2	-2,8	-3,8	-5,8	-12,5	83,3	9,6	5,1
0,093	10,8	-	-	-	-	-2,3	-2,9	-3,9	-6,1	-14,3	43,5	8,6	4,8
0,094	10,6	-	-	-	-	-2,3	-2,9	-4,0	-6,5	-16,7	29,4	7,8	4,5
0,095	10,5	-	-	-	-	-2,3	-3,0	-4,2	-6,9	-20,0	22,2	7,1	4,3
0,096	10,4	-	-	-	-	-2,4	-3,0	-4,3	-7,4	-25,0	17,9	6,6	4,0

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,097	10,3	-	-	-	-	-2,4	-3,1	-4,5	-7,9	-33,3	14,9	6,1	3,8
0,098	10,2	-	-	-	-	-2,4	-3,2	-4,6	-8,5	-50,0	12,8	5,7	3,6
0,099	10,1	-	-	-	-	-2,5	-3,3	-4,8	-9,2	-100,0	11,2	5,3	3,5
0,1	10,0	-	-	-	-2,0	-2,5	-3,3	-5,0	-10,0	МКТ	10,0	5,0	3,3
0,101	9,9	-	-	-	-2,0	-2,5	-3,4	-5,2	-11,0	100,0	9,0	4,7	3,2
0,102	9,8	-	-	-	-2,0	-2,6	-3,5	-5,4	-12,2	50,0	8,2	4,5	3,1
0,103	9,7	-	-	-	-2,1	-2,6	-3,6	-5,7	-13,7	33,3	7,5	4,2	2,9
0,104	9,6	-	-	-	-2,1	-2,7	-3,7	-6,0	-15,6	25,0	6,9	4,0	2,8
0,105	9,5	-	-	-	-2,1	-2,7	-3,8	-6,3	-18,2	20,0	6,5	3,8	2,7
0,106	9,4	-	-	-	-2,1	-2,7	-3,9	-6,6	-21,7	16,7	6,0	3,7	2,6
0,107	9,3	-	-	-	-2,2	-2,8	-4,0	-6,9	-27,0	14,3	5,6	3,5	2,6
0,108	9,3	-	-	-	-2,2	-2,8	-4,1	-7,4	-35,7	12,5	5,3	3,4	2,5
0,109	9,2	-	-	-	-2,2	-2,9	-4,2	-7,8	-52,6	11,1	5,0	3,2	2,4
0,11	9,1	-	-	-	-2,2	-2,9	-4,3	-8,3	-100,0	10,0	4,8	3,1	2,3
0,111	9,0	-	-	-	-2,2	-3,0	-4,5	-8,9	-1000	9,1	4,5	3,0	2,3
0,112	8,9	-	-	-	-2,3	-3,0	-4,6	-9,6	125,0	8,3	4,3	2,9	2,2
0,113	8,8	-	-	-	-2,3	-3,1	-4,8	-10,4	58,8	7,7	4,1	2,8	2,1
0,114	8,8	-	-	-	-2,3	-3,2	-5,0	-11,4	38,5	7,1	3,9	2,7	2,1
0,115	8,7	-	-	-	-2,4	-3,2	-5,1	-12,5	28,6	6,7	3,8	2,6	2,0
0,116	8,6	-	-	-	-2,4	-3,3	-5,3	-13,9	22,7	6,2	3,6	2,6	-2,0
0,117	8,5	-	-	-	-2,4	-3,4	-5,5	-15,6	18,9	5,9	3,5	2,5	-2,1
0,118	8,5	-	-	-	-2,4	-3,4	-5,7	-17,9	16,1	5,6	3,4	2,4	-2,1
0,119	8,4	-	-	-	-2,5	-3,5	-6,0	-20,8	14,1	5,3	3,2	2,3	-2,2
0,12	8,3	-	-	-	-2,5	-3,6	-6,3	-25,0	12,5	5,0	3,1	2,3	-2,3
0,121	8,3	-	-	-	-2,5	-3,6	-6,5	-31,3	11,2	4,8	3,0	2,2	-2,3
0,122	8,2	-	-	-	-2,6	-3,7	-6,8	-41,7	10,2	4,5	2,9	2,2	-2,4
0,123	8,1	-	-	-	-2,6	-3,8	-7,2	-62,5	9,3	4,3	2,8	2,1	-2,5
0,124	8,1	-	-	-	-2,6	-3,9	-7,6	-125,0	8,6	4,2	2,7	2,0	-2,6
0,125	8,0	-	-	-2,0	-2,7	-4,0	-8,0	МКТ	8,0	4,0	2,7	-	-2,7
0,126	7,9	-	-	-2,0	-2,7	-4,1	-8,5	125,0	7,5	3,8	2,6	-	-2,8
0,127	7,9	-	-	-2,0	-2,7	-4,2	-9,0	62,5	7,0	3,7	2,5	-	-2,9
0,128	7,8	-	-	-2,0	-2,8	-4,3	-9,6	41,7	6,6	3,6	2,5	-	-3,0
0,129	7,8	-	-	-2,1	-2,8	-4,4	-10,3	31,3	6,2	3,4	2,4	-	-3,1
0,13	7,7	-	-	-2,1	-2,9	-4,5	-11,1	25,0	5,9	3,3	2,3	-	-3,2
0,131	7,6	-	-	-2,1	-2,9	-4,7	-12,0	20,8	5,6	3,2	2,3	-	-3,4
0,132	7,6	-	-	-2,1	-2,9	-4,8	-13,2	17,9	5,3	3,1	2,2	-	-3,5
0,133	7,5	-	-	-2,1	-3,0	-5,0	-14,5	15,6	5,1	3,0	2,2	-	-3,7
0,134	7,5	-	-	-2,2	-3,0	-5,1	-16,1	13,9	4,9	2,9	2,1	-	-3,9
0,135	7,4	-	-	-2,2	-3,1	-5,3	-18,2	12,5	4,7	2,9	2,1	-	-4,1
0,136	7,4	-	-	-2,2	-3,1	-5,4	-20,8	11,4	4,5	2,8	2,0	-	-4,3
0,137	7,3	-	-	-2,2	-3,2	-5,6	-24,4	10,4	4,3	2,7	-2,0	-	-4,6
0,138	7,2	-	-	-2,2	-3,2	-5,8	-29,4	9,6	4,1	2,6	-2,1	-	-4,9
0,139	7,2	-	-	-2,3	-3,3	-6,0	-37,0	8,9	4,0	2,6	-2,1	-	-5,2
0,14	7,1	-	-	-2,3	-3,3	-6,3	-50,0	8,3	3,8	2,5	-2,2	-	-5,6
0,141	7,1	-	-	-2,3	-3,4	-6,5	-76,9	7,8	3,7	2,4	-2,2	-	-6,0
0,142	7,0	-	-	-2,3	-3,4	-6,8	-166,7	7,4	3,6	2,4	-2,3	-	-6,5
0,143	7,0	-	-	-2,3	-3,5	-7,0	1000	6,9	3,5	2,3	-2,3	-	-7,1
0,144	6,9	-	-	-2,4	-3,6	-7,4	125,0	6,6	3,4	2,3	-2,4	-	-7,8
0,145	6,9	-	-	-2,4	-3,6	-7,7	66,7	6,3	3,3	2,2	-2,5	-	-8,7
0,146	6,8	-	-	-2,4	-3,7	-8,1	45,5	6,0	3,2	2,2	-2,5	-	-9,8
0,147	6,8	-	-	-2,4	-3,8	-8,5	34,5	5,7	3,1	2,1	-2,6	-	-11,2

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,148	6,8	-	-	-2,5	-3,8	-8,9	27,8	5,4	3,0	2,1	-2,7	-	-13,2
0,149	6,7	-	-	-2,5	-3,9	-9,4	23,3	5,2	2,9	2,0	-2,8	-	-15,9
0,15	6,7	-	-	-2,5	-4,0	-10,0	20,0	5,0	2,9	-	-2,9	-	-20,0
0,151	6,6	-	-	-2,5	-4,1	-10,6	17,5	4,8	2,8	-	-2,9	-	-27,0
0,152	6,6	-	-	-2,6	-4,2	-11,4	15,6	4,6	2,7	-	-3,0	-	-41,7
0,153	6,5	-	-	-2,6	-4,3	-12,2	14,1	4,5	2,7	-	-3,2	-	-90,9
0,154	6,5	-	-	-2,6	-4,3	-13,2	12,8	4,3	2,6	-	-3,3	-	500,0
0,155	6,5	-	-	-2,6	-4,4	-14,3	11,8	4,2	2,5	-	-3,4	-	66,7
0,156	6,4	-	-	-2,7	-4,5	-15,6	10,9	4,0	2,5	-	-3,5	-	35,7
0,157	6,4	-	-	-2,7	-4,7	-17,2	10,1	3,9	2,4	-	-3,7	-	24,4
0,158	6,3	-	-	-2,7	-4,8	-19,2	9,4	3,8	2,4	-	-3,8	-	18,5
0,159	6,3	-	-	-2,7	-4,9	-21,7	8,8	3,7	2,3	-	-4,0	-	14,9
0,16	6,3	-	-	-2,8	-5,0	-25,0	8,3	3,6	2,3	-	-4,2	-	12,5
0,161	6,2	-	-	-2,8	-5,1	-29,4	7,9	3,5	2,2	-	-4,4	-	10,8
0,162	6,2	-	-	-2,8	-5,3	-35,7	7,5	3,4	2,2	-	-4,6	-	9,4
0,163	6,1	-	-	-2,9	-5,4	-45,5	7,1	3,3	2,1	-	-4,8	-	8,4
0,164	6,1	-	-	-2,9	-5,6	-62,5	6,8	3,2	2,1	-	-5,1	-	7,6
0,165	6,1	-	-	-2,9	-5,7	-100,0	6,5	3,1	2,1	-	-5,4	-	6,9
0,166	6,0	-	-	-3,0	-5,9	-250,0	6,2	3,0	2,0	-	-5,7	-	6,3
0,167	6,0	-	-2,0	-3,0	-6,1	500,0	5,9	3,0	-2,0	-	-6,1	-	5,8
0,168	6,0	-	-2,0	-3,0	-6,3	125,0	5,7	2,9	-2,0	-	-6,6	-	5,4
0,169	5,9	-	-2,0	-3,1	-6,5	71,4	5,5	2,8	-2,1	-	-7,1	-	5,1
0,17	5,9	-	-2,0	-3,1	-6,7	50,0	5,3	2,8	-2,1	-	-7,7	-	4,8
0,171	5,8	-	-2,1	-3,2	-6,9	38,5	5,1	2,7	-2,2	-	-8,4	-	4,5
0,172	5,8	-	-2,1	-3,2	-7,1	31,3	4,9	2,7	-2,2	-	-9,3	-	4,2
0,173	5,8	-	-2,1	-3,2	-7,4	26,3	4,7	2,6	-2,3	-	-10,3	-	4,0
0,174	5,7	-	-2,1	-3,3	-7,7	22,7	4,6	2,6	-2,3	-	-11,6	-	3,8
0,175	5,7	-	-2,1	-3,3	-8,0	20,0	4,4	2,5	-2,4	-	-13,3	-	3,6
0,176	5,7	-	-2,1	-3,4	-8,3	17,9	4,3	2,5	-2,4	-	-15,6	-	3,5
0,177	5,6	-	-2,1	-3,4	-8,7	16,1	4,2	2,4	-2,5	-	-18,9	-	3,3
0,178	5,6	-	-2,1	-3,5	-9,1	14,7	4,1	2,4	-2,5	-	-23,8	-	3,2
0,179	5,6	-	-2,2	-3,5	-9,5	13,5	4,0	2,3	-2,6	-	-32,3	-	3,1
0,18	5,6	-	-2,2	-3,6	-10,0	12,5	3,8	2,3	-2,6	-	-50,0	-	2,9
0,181	5,5	-	-2,2	-3,6	-10,5	11,6	3,7	2,2	-2,7	-	-111,1	-	2,8
0,182	5,5	-	-2,2	-3,7	-11,1	10,9	3,6	2,2	-2,8	-	500,0	-	2,7
0,183	5,5	-	-2,2	-3,7	-11,8	10,2	3,6	2,2	-2,8	-	76,9	-	2,6
0,184	5,4	-	-2,2	-3,8	-12,5	9,6	3,5	2,1	-2,9	-	41,7	-	2,6
0,185	5,4	-	-2,2	-3,8	-13,3	9,1	3,4	2,1	-3,0	-	28,6	-	2,5
0,186	5,4	-	-2,3	-3,9	-14,3	8,6	3,3	2,0	-3,1	-	21,7	-	2,4
0,187	5,3	-	-2,3	-4,0	-15,4	8,2	3,2	2,0	-3,2	-	17,5	-	2,3
0,188	5,3	-	-2,3	-4,0	-16,7	7,8	3,2	-	-3,2	-	14,7	-	2,3
0,189	5,3	-	-2,3	-4,1	-18,2	7,5	3,1	-	-3,3	-	12,7	-	2,2
0,19	5,3	-	-2,3	-4,2	-20,0	7,1	3,0	-	-3,4	-	11,1	-	2,1
0,191	5,2	-	-2,3	-4,2	-22,2	6,8	3,0	-	-3,6	-	9,9	-	2,1
0,192	5,2	-	-2,4	-4,3	-25,0	6,6	2,9	-	-3,7	-	8,9	-	2,0
0,193	5,2	-	-2,4	-4,4	-28,6	6,3	2,8	-	-3,8	-	8,1	-	-2,0
0,194	5,2	-	-2,4	-4,5	-33,3	6,1	2,8	-	-3,9	-	7,5	-	-2,1
0,195	5,1	-	-2,4	-4,5	-40,0	5,9	2,7	-	-4,1	-	6,9	-	-2,2
0,196	5,1	-	-2,4	-4,6	-50,0	5,7	2,7	-	-4,2	-	6,4	-	-2,2
0,197	5,1	-	-2,4	-4,7	-66,7	5,5	2,6	-	-4,4	-	6,0	-	-2,3
0,198	5,1	-	-2,5	-4,8	-100,0	5,3	2,6	-	-4,6	-	5,6	-	-2,3

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,199	5,0	-	-2,5	-4,9	-200,0	5,2	2,5	-	-4,8	-	5,3	-	-2,4
0,2	5,0	-	-2,5	-5,0	МКТ	5,0	2,5	-	-5,0	-	5,0	-	-2,5
0,201	5,0	-	-2,5	-5,1	200,0	4,9	2,5	-	-5,2	-	4,7	-	-2,6
0,202	5,0	-	-2,5	-5,2	100,0	4,7	2,4	-	-5,5	-	4,5	-	-2,7
0,203	4,9	-	-2,6	-5,3	66,7	4,6	2,4	-	-5,8	-	4,3	-	-2,8
0,204	4,9	-	-2,6	-5,4	50,0	4,5	2,3	-	-6,1	-	4,1	-	-2,9
0,205	4,9	-	-2,6	-5,6	40,0	4,3	2,3	-	-6,5	-	3,9	-	-3,0
0,206	4,9	-	-2,6	-5,7	33,3	4,2	2,3	-	-6,8	-	3,8	-	-3,1
0,207	4,8	-	-2,6	-5,8	28,6	4,1	2,2	-	-7,3	-	3,6	-	-3,2
0,208	4,8	-	-2,7	-6,0	25,0	4,0	2,2	-	-7,8	-	3,5	-	-3,4
0,209	4,8	-	-2,7	-6,1	22,2	3,9	2,2	-	-8,4	-	3,3	-	-3,5
0,21	4,8	-	-2,7	-6,3	20,0	3,8	2,1	-	-9,1	-	3,2	-	-3,7
0,211	4,7	-	-2,7	-6,4	18,2	3,8	2,1	-	-9,9	-	3,1	-	-3,9
0,212	4,7	-	-2,7	-6,6	16,7	3,7	2,1	-	-10,9	-	3,0	-	-4,1
0,213	4,7	-	-2,8	-6,8	15,4	3,6	2,0	-	-12,0	-	2,9	-	-4,3
0,214	4,7	-	-2,8	-6,9	14,3	3,5	2,0	-	-13,5	-	2,8	-	-4,6
0,215	4,7	-	-2,8	-7,1	13,3	3,4	-2,0	-	-15,4	-	2,7	-	-4,9
0,216	4,6	-	-2,8	-7,4	12,5	3,4	-2,0	-	-17,9	-	2,7	-	-5,2
0,217	4,6	-	-2,9	-7,6	11,8	3,3	-2,1	-	-21,3	-	2,6	-	-5,6
0,218	4,6	-	-2,9	-7,8	11,1	3,2	-2,1	-	-26,3	-	2,5	-	-6,0
0,219	4,6	-	-2,9	-8,1	10,5	3,2	-2,1	-	-34,5	-	2,4	-	-6,5
0,22	4,5	-	-2,9	-8,3	10,0	3,1	-2,2	-	-50,0	-	2,4	-	-7,1
0,221	4,5	-	-3,0	-8,6	9,5	3,1	-2,2	-	-90,9	-	2,3	-	-7,9
0,222	4,5	-	-3,0	-8,9	9,1	3,0	-2,2	-	-500,0	-	2,3	-	-8,8
0,223	4,5	-	-3,0	-9,3	8,7	3,0	-2,3	-	142,9	-	2,2	-	-9,9
0,224	4,5	-	-3,0	-9,6	8,3	2,9	-2,3	-	62,5	-	2,2	-	-11,4
0,225	4,4	-	-3,1	-10,0	8,0	2,9	-2,4	-	40,0	-	2,1	-	-13,3
0,226	4,4	-	-3,1	-10,4	7,7	2,8	-2,4	-	29,4	-	2,1	-	-16,1
0,227	4,4	-	-3,1	-10,9	7,4	2,8	-2,4	-	23,3	-	2,0	-	-20,4
0,228	4,4	-	-3,2	-11,4	7,1	2,7	-2,5	-	19,2	-	-2,0	-	-27,8
0,229	4,4	-	-3,2	-11,9	6,9	2,7	-2,5	-	16,4	-	-2,1	-	-43,5
0,23	4,3	-	-3,2	-12,5	6,7	2,6	-2,6	-	14,3	-	-2,1	-	-100,0
0,231	4,3	-	-3,3	-13,2	6,5	2,6	-2,6	-	12,7	-	-2,2	-	333,3
0,232	4,3	-	-3,3	-13,9	6,2	2,6	-2,7	-	11,4	-	-2,2	-	62,5
0,233	4,3	-	-3,3	-14,7	6,1	2,5	-2,7	-	10,3	-	-2,3	-	34,5
0,234	4,3	-	-3,4	-15,6	5,9	2,5	-2,8	-	9,4	-	-2,3	-	23,8
0,235	4,3	-	-3,4	-16,7	5,7	2,4	-2,8	-	8,7	-	-2,4	-	18,2
0,236	4,2	-	-3,4	-17,9	5,6	2,4	-2,9	-	8,1	-	-2,5	-	14,7
0,237	4,2	-	-3,5	-19,2	5,4	2,4	-2,9	-	7,5	-	-2,5	-	12,3
0,238	4,2	-	-3,5	-20,8	5,3	2,3	-3,0	-	7,0	-	-2,6	-	10,6
0,239	4,2	-	-3,5	-22,7	5,1	2,3	-3,1	-	6,6	-	-2,7	-	9,3
0,24	4,2	-	-3,6	-25,0	5,0	2,3	-3,1	-	6,2	-	-2,8	-	8,3
0,241	4,1	-	-3,6	-27,8	4,9	2,2	-3,2	-	5,9	-	-2,9	-	7,5
0,242	4,1	-	-3,6	-31,3	4,8	2,2	-3,3	-	5,6	-	-3,0	-	6,8
0,243	4,1	-	-3,7	-35,7	4,7	2,2	-3,3	-	5,3	-	-3,1	-	6,3
0,244	4,1	-	-3,7	-41,7	4,5	2,2	-3,4	-	5,1	-	-3,2	-	5,8
0,245	4,1	-	-3,8	-50,0	4,4	2,1	-3,5	-	4,9	-	-3,3	-	5,4
0,246	4,1	-	-3,8	-62,5	4,3	2,1	-3,6	-	4,7	-	-3,4	-	5,1
0,247	4,0	-	-3,9	-83,3	4,3	2,1	-3,7	-	4,5	-	-3,5	-	4,7
0,248	4,0	-	-3,9	-125,0	4,2	2,0	-3,8	-	4,3	-	-3,7	-	4,5
0,249	4,0	-	-4,0	-250,0	4,1	2,0	-3,9	-	4,1	-	-3,8	-	4,2

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,25	4,0	-2,0	-4,0	МКТ	4,0	-	-4,0	-	4,0	-2,0	-4,0	-	4,0
0,251	4,0	-2,0	-4,0	250,0	3,9	-	-4,1	-	3,9	-2,0	-4,2	-	3,8
0,252	4,0	-2,0	-4,1	125,0	3,8	-	-4,2	-	3,7	-2,1	-4,4	-	3,6
0,253	4,0	-2,0	-4,1	83,3	3,8	-	-4,4	-	3,6	-2,1	-4,6	-	3,5
0,254	3,9	-2,0	-4,2	62,5	3,7	-	-4,5	-	3,5	-2,2	-4,9	-	3,3
0,255	3,9	-2,0	-4,3	50,0	3,6	-	-4,7	-	3,4	-2,2	-5,1	-	3,2
0,256	3,9	-2,0	-4,3	41,7	3,6	-	-4,8	-	3,3	-2,3	-5,4	-	3,0
0,257	3,9	-2,1	-4,4	35,7	3,5	-	-5,0	-	3,2	-2,3	-5,8	-	2,9
0,258	3,9	-2,1	-4,4	31,3	3,4	-	-5,2	-	3,1	-2,4	-6,2	-	2,8
0,259	3,9	-2,1	-4,5	27,8	3,4	-	-5,3	-	3,0	-2,4	-6,6	-	2,7
0,26	3,8	-2,1	-4,5	25,0	3,3	-	-5,6	-	2,9	-2,5	-7,1	-	2,6
0,261	3,8	-2,1	-4,6	22,7	3,3	-	-5,8	-	2,9	-2,6	-7,8	-	2,5
0,262	3,8	-2,1	-4,7	20,8	3,2	-	-6,0	-	2,8	-2,6	-8,5	-	2,5
0,263	3,8	-2,1	-4,7	19,2	3,2	-	-6,3	-	2,7	-2,7	-9,3	-	2,4
0,264	3,8	-2,1	-4,8	17,9	3,1	-	-6,6	-	2,7	-2,8	-10,4	-	2,3
0,265	3,8	-2,1	-4,9	16,7	3,1	-	-6,9	-	2,6	-2,9	-11,8	-	2,2
0,266	3,8	-2,1	-5,0	15,6	3,0	-	-7,2	-	2,5	-2,9	-13,5	-	2,2
0,267	3,7	-2,1	-5,0	14,7	3,0	-	-7,6	-	2,5	-3,0	-15,9	-	2,1
0,268	3,7	-2,2	-5,1	13,9	2,9	-	-8,1	-	2,4	-3,1	-19,2	-	2,1
0,269	3,7	-2,2	-5,2	13,2	2,9	-	-8,5	-	2,4	-3,2	-24,4	-	2,0
0,27	3,7	-2,2	-5,3	12,5	2,9	-	-9,1	-	2,3	-3,3	-33,3	-	-2,0
0,271	3,7	-2,2	-5,3	11,9	2,8	-	-9,7	-	2,3	-3,4	-52,6	-	-2,1
0,272	3,7	-2,2	-5,4	11,4	2,8	-	-10,4	-	2,2	-3,6	-125,0	-	-2,2
0,273	3,7	-2,2	-5,5	10,9	2,7	-	-11,2	-	2,2	-3,7	333,3	-	-2,2
0,274	3,6	-2,2	-5,6	10,4	2,7	-	-12,2	-	2,1	-3,8	71,4	-	-2,3
0,275	3,6	-2,2	-5,7	10,0	2,7	-	-13,3	-	2,1	-4,0	40,0	-	-2,4
0,276	3,6	-2,2	-5,8	9,6	2,6	-	-14,7	-	2,1	-4,2	27,8	-	-2,4
0,277	3,6	-2,2	-5,9	9,3	2,6	-	-16,4	-	2,0	-4,3	21,3	-	-2,5
0,278	3,6	-2,3	-6,0	8,9	2,6	-	-18,5	-	-	-4,5	17,2	-	-2,6
0,279	3,6	-2,3	-6,1	8,6	2,5	-	-21,3	-	-	-4,8	14,5	-	-2,7
0,28	3,6	-2,3	-6,3	8,3	2,5	-	-25,0	-	-	-5,0	12,5	-	-2,8
0,281	3,6	-2,3	-6,4	8,1	2,5	-	-30,3	-	-	-5,3	11,0	-	-2,9
0,282	3,5	-2,3	-6,5	7,8	2,4	-	-38,5	-	-	-5,6	9,8	-	-3,0
0,283	3,5	-2,3	-6,6	7,6	2,4	-	-52,6	-	-	-5,9	8,8	-	-3,1
0,284	3,5	-2,3	-6,8	7,4	2,4	-	-83,3	-	-	-6,2	8,1	-	-3,2
0,285	3,5	-2,3	-6,9	7,1	2,4	-	-200,0	-	-	-6,7	7,4	-	-3,4
0,286	3,5	-2,3	-7,0	6,9	2,3	-	500,0	-	-	-7,1	6,8	-	-3,5
0,287	3,5	-2,3	-7,2	6,8	2,3	-	111,1	-	-	-7,7	6,4	-	-3,7
0,288	3,5	-2,4	-7,4	6,6	2,3	-	62,5	-	-	-8,3	6,0	-	-3,9
0,289	3,5	-2,4	-7,5	6,4	2,2	-	43,5	-	-	-9,1	5,6	-	-4,1
0,29	3,4	-2,4	-7,7	6,3	2,2	-	33,3	-	-	-10,0	5,3	-	-4,3
0,291	3,4	-2,4	-7,9	6,1	2,2	-	27,0	-	-	-11,1	5,0	-	-4,6
0,292	3,4	-2,4	-8,1	6,0	2,2	-	22,7	-	-	-12,5	4,7	-	-4,9
0,293	3,4	-2,4	-8,3	5,8	2,2	-	19,6	-	-	-14,3	4,5	-	-5,2
0,294	3,4	-2,4	-8,5	5,7	2,1	-	17,2	-	-	-16,7	4,3	-	-5,6
0,295	3,4	-2,4	-8,7	5,6	2,1	-	15,4	-	-	-20,0	4,1	-	-6,1
0,296	3,4	-2,5	-8,9	5,4	2,1	-	13,9	-	-	-25,0	3,9	-	-6,6
0,297	3,4	-2,5	-9,2	5,3	2,1	-	12,7	-	-	-33,3	3,7	-	-7,2
0,298	3,4	-2,5	-9,4	5,2	2,0	-	11,6	-	-	-50,0	3,6	-	-7,9
0,299	3,3	-2,5	-9,7	5,1	2,0	-	10,8	-	-	-100,0	3,5	-	-8,8
0,3	3,3	-2,5	-10,0	5,0	-2,0	-	10,0	-	-	МКТ	3,3	-	-10,0

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,301	3,3	-2,5	-10,3	4,9	-2,0	-	9,3	-	-	100,0	3,2	-	-11,5
0,302	3,3	-2,5	-10,6	4,8	-2,0	-	8,8	-	-	50,0	3,1	-	-13,5
0,303	3,3	-2,5	-11,0	4,7	-2,1	-	8,3	-	-	33,3	3,0	-	-16,4
0,304	3,3	-2,6	-11,4	4,6	-2,1	-	7,8	-	-	25,0	2,9	-	-20,8
0,305	3,3	-2,6	-11,8	4,5	-2,1	-	7,4	-	-	20,0	2,8	-	-28,6
0,306	3,3	-2,6	-12,2	4,5	-2,1	-	7,0	-	-	16,7	2,7	-	-45,5
0,307	3,3	-2,6	-12,7	4,4	-2,2	-	6,7	-	-	14,3	2,7	-	-111,1
0,308	3,2	-2,6	-13,2	4,3	-2,2	-	6,4	-	-	12,5	2,6	-	250,0
0,309	3,2	-2,6	-13,7	4,2	-2,2	-	6,1	-	-	11,1	2,5	-	58,8
0,31	3,2	-2,6	-14,3	4,2	-2,2	-	5,9	-	-	10,0	2,4	-	33,3
0,311	3,2	-2,6	-14,9	4,1	-2,2	-	5,6	-	-	9,1	2,4	-	23,3
0,312	3,2	-2,7	-15,6	4,0	-2,3	-	5,4	-	-	8,3	2,3	-	17,9
0,313	3,2	-2,7	-16,4	4,0	-2,3	-	5,2	-2,0	-	7,7	2,3	-	14,5
0,314	3,2	-2,7	-17,2	3,9	-2,3	-	5,1	-2,0	-	7,1	2,2	-	12,2
0,315	3,2	-2,7	-18,2	3,8	-2,4	-	4,9	-2,1	-	6,7	2,2	-	10,5
0,316	3,2	-2,7	-19,2	3,8	-2,4	-	4,7	-2,1	-	6,2	2,1	-	9,3
0,317	3,2	-2,7	-20,4	3,7	-2,4	-	4,6	-2,2	-	5,9	2,1	-	8,3
0,318	3,1	-2,7	-21,7	3,7	-2,4	-	4,4	-2,2	-	5,6	2,0	-	7,5
0,319	3,1	-2,8	-23,3	3,6	-2,5	-	4,3	-2,2	-	5,3	-2,0	-	6,8
0,32	3,1	-2,8	-25,0	3,6	-2,5	-	4,2	-2,3	-	5,0	-2,1	-	6,2
0,321	3,1	-2,8	-27,0	3,5	-2,5	-	4,0	-2,3	-	4,8	-2,1	-	5,8
0,322	3,1	-2,8	-29,4	3,5	-2,6	-	3,9	-2,4	-	4,5	-2,2	-	5,4
0,323	3,1	-2,8	-32,3	3,4	-2,6	-	3,8	-2,4	-	4,3	-2,2	-	5,0
0,324	3,1	-2,8	-35,7	3,4	-2,6	-	3,7	-2,5	-	4,2	-2,3	-	4,7
0,325	3,1	-2,9	-40,0	3,3	-2,7	-	3,6	-2,5	-	4,0	-2,4	-	4,4
0,326	3,1	-2,9	-45,5	3,3	-2,7	-	3,5	-2,6	-	3,8	-2,4	-	4,2
0,327	3,1	-2,9	-52,6	3,2	-2,7	-	3,5	-2,6	-	3,7	-2,5	-	4,0
0,328	3,0	-2,9	-62,5	3,2	-2,8	-	3,4	-2,7	-	3,6	-2,6	-	3,8
0,329	3,0	-2,9	-76,9	3,2	-2,8	-	3,3	-2,7	-	3,4	-2,6	-	3,6
0,33	3,0	-2,9	-100,0	3,1	-2,9	-	3,2	-2,8	-	3,3	-2,7	-	3,4
0,331	3,0	-3,0	-142,9	3,1	-2,9	-	3,2	-2,8	-	3,2	-2,8	-	3,3
0,332	3,0	-3,0	-250,0	3,0	-2,9	-	3,1	-2,9	-	3,1	-2,9	-	3,2
0,333	3,0	-3,0	-1000	3,0	-3,0	-	3,0	-3,0	-	3,0	-3,0	-	3,0
0,334	3,0	-3,0	500,0	3,0	-3,0	-	3,0	-3,0	-	2,9	-3,1	-	2,9
0,335	3,0	-3,0	200,0	2,9	-3,1	-	2,9	-3,1	-	2,9	-3,2	-	2,8
0,336	3,0	-3,0	125,0	2,9	-3,1	-	2,8	-3,2	-	2,8	-3,3	-	2,7
0,337	3,0	-3,1	90,9	2,9	-3,2	-	2,8	-3,3	-	2,7	-3,4	-	2,6
0,338	3,0	-3,1	71,4	2,8	-3,2	-	2,7	-3,4	-	2,6	-3,5	-	2,5
0,339	2,9	-3,1	58,8	2,8	-3,3	-	2,7	-3,5	-	2,6	-3,7	-	2,5
0,34	2,9	-3,1	50,0	2,8	-3,3	-	2,6	-3,6	-	2,5	-3,8	-	2,4
0,341	2,9	-3,1	43,5	2,7	-3,4	-	2,6	-3,7	-	2,4	-4,0	-	2,3
0,342	2,9	-3,2	38,5	2,7	-3,4	-	2,5	-3,8	-	2,4	-4,2	-	2,2
0,343	2,9	-3,2	34,5	2,7	-3,5	-	2,5	-3,9	-	2,3	-4,4	-	2,2
0,344	2,9	-3,2	31,3	2,7	-3,6	-	2,5	-4,0	-	2,3	-4,6	-	2,1
0,345	2,9	-3,2	28,6	2,6	-3,6	-	2,4	-4,2	-	2,2	-4,9	-	2,1
0,346	2,9	-3,2	26,3	2,6	-3,7	-	2,4	-4,3	-	2,2	-5,2	-	2,0
0,347	2,9	-3,3	24,4	2,6	-3,8	-	2,3	-4,5	-	2,1	-5,5	-	-2,0
0,348	2,9	-3,3	22,7	2,6	-3,8	-	2,3	-4,6	-	2,1	-5,8	-	-2,1
0,349	2,9	-3,3	21,3	2,5	-3,9	-	2,3	-4,8	-	2,0	-6,2	-	-2,2
0,35	2,9	-3,3	20,0	2,5	-4,0	-	2,2	-5,0	-	-	-6,7	-	-2,2
0,351	2,8	-3,4	18,9	2,5	-4,1	-	2,2	-5,2	-	-	-7,2	-	-2,3

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,352	2,8	-3,4	17,9	2,5	-4,2	-	2,2	-5,4	-	-	-7,8	-	-2,4
0,353	2,8	-3,4	16,9	2,4	-4,3	-	2,1	-5,7	-	-	-8,5	-	-2,4
0,354	2,8	-3,4	16,1	2,4	-4,3	-	2,1	-6,0	-	-	-9,4	-	-2,5
0,355	2,8	-3,4	15,4	2,4	-4,4	-	2,1	-6,2	-	-	-10,5	-	-2,6
0,356	2,8	-3,5	14,7	2,4	-4,5	-	2,0	-6,6	-	-	-11,9	-	-2,7
0,357	2,8	-3,5	14,1	2,3	-4,7	-	2,0	-6,9	-	-	-13,7	-	-2,8
0,358	2,8	-3,5	13,5	2,3	-4,8	-	-2,0	-7,4	-	-	-16,1	-	-2,9
0,359	2,8	-3,5	13,0	2,3	-4,9	-	-2,1	-7,8	-	-	-19,6	-	-3,0
0,36	2,8	-3,6	12,5	2,3	-5,0	-	-2,1	-8,3	-	-	-25,0	-	-3,1
0,361	2,8	-3,6	12,0	2,3	-5,1	-	-2,1	-8,9	-	-	-34,5	-	-3,3
0,362	2,8	-3,6	11,6	2,2	-5,3	-	-2,1	-9,6	-	-	-55,6	-	-3,4
0,363	2,8	-3,6	11,2	2,2	-5,4	-	-2,2	-10,4	-	-	-142,9	-	-3,6
0,364	2,7	-3,7	10,9	2,2	-5,6	-	-2,2	-11,4	-	-	250,0	-	-3,7
0,365	2,7	-3,7	10,5	2,2	-5,7	-	-2,2	-12,5	-	-	66,7	-	-3,9
0,366	2,7	-3,7	10,2	2,2	-5,9	-	-2,3	-13,9	-	-	38,5	-	-4,1
0,367	2,7	-3,8	9,9	2,1	-6,1	-	-2,3	-15,6	-	-	27,0	-	-4,4
0,368	2,7	-3,8	9,6	2,1	-6,2	-	-2,4	-17,9	-	-	20,8	-	-4,6
0,369	2,7	-3,8	9,3	2,1	-6,5	-	-2,4	-20,8	-	-	16,9	-	-4,9
0,37	2,7	-3,8	9,1	2,1	-6,7	-	-2,4	-25,0	-	-	14,3	-	-5,3
0,371	2,7	-3,9	8,8	2,1	-6,9	-	-2,5	-31,3	-	-	12,3	-	-5,6
0,372	2,7	-3,9	8,6	2,0	-7,1	-	-2,5	-41,7	-	-	10,9	-	-6,1
0,373	2,7	-3,9	8,4	2,0	-7,4	-	-2,6	-62,5	-	-	9,7	-	-6,6
0,374	2,7	-4,0	8,2	2,0	-7,7	-	-2,6	-125,0	-	-	8,8	-	-7,2
0,375	2,7	-4,0	8,0	-	-8,0	-	-2,7	МКТ	-	-	8,0	-2,0	-8,0
0,376	2,7	-4,0	7,8	-	-8,3	-	-2,7	125,0	-	-	7,4	-2,0	-8,9
0,377	2,7	-4,1	7,6	-	-8,7	-	-2,8	62,5	-	-	6,8	-2,1	-10,1
0,378	2,6	-4,1	7,5	-	-9,1	-	-2,8	41,7	-	-	6,3	-2,2	-11,6
0,379	2,6	-4,1	7,3	-	-9,5	-	-2,9	31,3	-	-	5,9	-2,2	-13,7
0,38	2,6	-4,2	7,1	-	-10,0	-	-2,9	25,0	-	-	5,6	-2,3	-16,7
0,381	2,6	-4,2	7,0	-	-10,5	-	-3,0	20,8	-	-	5,2	-2,3	-21,3
0,382	2,6	-4,2	6,8	-	-11,1	-	-3,1	17,9	-	-	5,0	-2,4	-29,4
0,383	2,6	-4,3	6,7	-	-11,8	-	-3,1	15,6	-	-	4,7	-2,5	-47,6
0,384	2,6	-4,3	6,6	-	-12,5	-	-3,2	13,9	-	-	4,5	-2,6	-125,0
0,385	2,6	-4,3	6,5	-	-13,3	-	-3,3	12,5	-	-	4,3	-2,6	200,0
0,386	2,6	-4,4	6,3	-	-14,3	-	-3,4	11,4	-	-	4,1	-2,7	55,6
0,387	2,6	-4,4	6,2	-	-15,4	-	-3,4	10,4	-	-	3,9	-2,8	32,3
0,388	2,6	-4,5	6,1	-	-16,7	-	-3,5	9,6	-	-	3,7	-2,9	22,7
0,389	2,6	-4,5	6,0	-	-18,2	-	-3,6	8,9	-2,0	-	3,6	-3,0	17,5
0,39	2,6	-4,5	5,9	-	-20,0	-	-3,7	8,3	-2,0	-	3,4	-3,1	14,3
0,391	2,6	-4,6	5,8	-	-22,2	-	-3,8	7,8	-2,1	-	3,3	-3,2	12,0
0,392	2,6	-4,6	5,7	-	-25,0	-	-3,9	7,4	-2,1	-	3,2	-3,4	10,4
0,393	2,5	-4,7	5,6	-	-28,6	-	-4,0	6,9	-2,2	-	3,1	-3,5	9,2
0,394	2,5	-4,7	5,5	-	-33,3	-	-4,1	6,6	-2,2	-	3,0	-3,7	8,2
0,395	2,5	-4,8	5,4	-	-40,0	-	-4,3	6,2	-2,2	-	2,9	-3,8	7,4
0,396	2,5	-4,8	5,3	-	-50,0	-	-4,4	6,0	-2,3	-	2,8	-4,0	6,8
0,397	2,5	-4,9	5,2	-	-66,7	-	-4,5	5,7	-2,3	-	2,7	-4,2	6,2
0,398	2,5	-4,9	5,2	-	-100,0	-	-4,7	5,4	-2,4	-	2,6	-4,5	5,7
0,399	2,5	-5,0	5,1	-	-200,0	-	-4,8	5,2	-2,4	-	2,6	-4,7	5,3
0,4	2,5	-5,0	5,0	-	МКТ	-	-5,0	5,0	-2,5	-	2,5	-5,0	5,0
0,401	2,5	-5,1	4,9	-	200,0	-	-5,2	4,8	-2,6	-	2,4	-5,3	4,7
0,402	2,5	-5,1	4,9	-	100,0	-	-5,4	4,6	-2,6	-	2,4	-5,7	4,4

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,403	2,5	-5,2	4,8	-	66,7	-	-5,6	4,5	-2,7	-	2,3	-6,1	4,2
0,404	2,5	-5,2	4,7	-	50,0	-	-5,8	4,3	-2,7	-	2,3	-6,6	4,0
0,405	2,5	-5,3	4,7	-	40,0	-	-6,1	4,2	-2,8	-	2,2	-7,1	3,8
0,406	2,5	-5,3	4,6	-	33,3	-	-6,3	4,0	-2,9	-	2,1	-7,8	3,6
0,407	2,5	-5,4	4,5	-	28,6	-	-6,6	3,9	-3,0	-	2,1	-8,6	3,4
0,408	2,5	-5,4	4,5	-	25,0	-	-6,9	3,8	-3,0	-	2,0	-9,6	3,3
0,409	2,4	-5,5	4,4	-	22,2	-	-7,3	3,7	-3,1	-	2,0	-10,9	3,2
0,41	2,4	-5,6	4,3	-	20,0	-	-7,7	3,6	-3,2	-	-2,0	-12,5	3,0
0,411	2,4	-5,6	4,3	-	18,2	-	-8,1	3,5	-3,3	-	-2,1	-14,7	2,9
0,412	2,4	-5,7	4,2	-	16,7	-	-8,6	3,4	-3,4	-	-2,1	-17,9	2,8
0,413	2,4	-5,7	4,2	-	15,4	-	-9,2	3,3	-3,5	-	-2,2	-22,7	2,7
0,414	2,4	-5,8	4,1	-	14,3	-	-9,8	3,2	-3,6	-	-2,2	-31,3	2,6
0,415	2,4	-5,9	4,1	-	13,3	-	-10,5	3,1	-3,8	-	-2,3	-50,0	2,5
0,416	2,4	-6,0	4,0	-	12,5	-	-11,4	3,0	-3,9	-	-2,4	-125,0	2,5
0,417	2,4	-6,0	4,0	-	11,8	-	-12,3	3,0	-4,0	-	-2,4	250,0	2,4
0,418	2,4	-6,1	3,9	-	11,1	-	-13,5	2,9	-4,2	-	-2,5	62,5	2,3
0,419	2,4	-6,2	3,9	-	10,5	-	-14,9	2,8	-4,4	-	-2,6	35,7	2,2
0,42	2,4	-6,3	3,8	-	10,0	-	-16,7	2,8	-4,5	-	-2,6	25,0	2,2
0,421	2,4	-6,3	3,8	-	9,5	-	-18,9	2,7	-4,7	-	-2,7	19,2	2,1
0,422	2,4	-6,4	3,8	-	9,1	-	-21,7	2,7	-5,0	-	-2,8	15,6	2,1
0,423	2,4	-6,5	3,7	-	8,7	-	-25,6	2,6	-5,2	-	-2,9	13,2	2,0
0,424	2,4	-6,6	3,7	-	8,3	-	-31,3	2,6	-5,4	-	-3,0	11,4	-2,0
0,425	2,4	-6,7	3,6	-	8,0	-	-40,0	2,5	-5,7	-	-3,1	10,0	-2,1
0,426	2,3	-6,8	3,6	-	7,7	-	-55,6	2,5	-6,0	-	-3,2	8,9	-2,2
0,427	2,3	-6,8	3,6	-	7,4	-	-90,9	2,4	-6,4	-	-3,3	8,1	-2,2
0,428	2,3	-6,9	3,5	-	7,1	-	-250,0	2,4	-6,8	-	-3,4	7,4	-2,3
0,429	2,3	-7,0	3,5	-	6,9	-	333,3	2,3	-7,2	-	-3,6	6,8	-2,4
0,43	2,3	-7,1	3,4	-	6,7	-	100,0	2,3	-7,7	-	-3,7	6,2	-2,4
0,431	2,3	-7,2	3,4	-	6,5	-	58,8	2,2	-8,3	-	-3,9	5,8	-2,5
0,432	2,3	-7,4	3,4	-	6,2	-	41,7	2,2	-8,9	-	-4,0	5,4	-2,6
0,433	2,3	-7,5	3,3	-	6,1	-	32,3	2,2	-9,7	-	-4,2	5,1	-2,7
0,434	2,3	-7,6	3,3	-	5,9	-	26,3	2,1	-10,6	-	-4,4	4,8	-2,8
0,435	2,3	-7,7	3,3	-	5,7	-	22,2	2,1	-11,8	-	-4,7	4,5	-2,9
0,436	2,3	-7,8	3,2	-	5,6	-	19,2	2,0	-13,2	-	-4,9	4,3	-3,0
0,437	2,3	-7,9	3,2	-	5,4	-	16,9	2,0	-14,9	-	-5,2	4,1	-3,1
0,438	2,3	-8,1	3,2	-	5,3	-	15,2	-	-17,2	-	-5,5	3,9	-3,3
0,439	2,3	-8,2	3,2	-	5,1	-	13,7	-	-20,4	-	-5,8	3,7	-3,4
0,44	2,3	-8,3	3,1	-	5,0	-	12,5	-	-25,0	-	-6,2	3,6	-3,6
0,441	2,3	-8,5	3,1	-	4,9	-	11,5	-	-32,3	-	-6,7	3,4	-3,7
0,442	2,3	-8,6	3,1	-	4,8	-	10,6	-	-45,5	-	-7,2	3,3	-3,9
0,443	2,3	-8,8	3,0	-	4,7	-	9,9	-	-76,9	-	-7,9	3,2	-4,1
0,444	2,3	-8,9	3,0	-	4,5	-	9,3	-	-250,0	-	-8,6	3,0	-4,4
0,445	2,2	-9,1	3,0	-	4,4	-	8,7	-	200,0	-	-9,5	2,9	-4,7
0,446	2,2	-9,3	3,0	-	4,3	-	8,2	-	71,4	-	-10,6	2,8	-5,0
0,447	2,2	-9,4	2,9	-	4,3	-	7,8	-	43,5	-	-12,0	2,7	-5,3
0,448	2,2	-9,6	2,9	-	4,2	-	7,4	-	31,3	-	-13,9	2,7	-5,7
0,449	2,2	-9,8	2,9	-	4,1	-	7,0	-	24,4	-	-16,4	2,6	-6,1
0,45	2,2	-10,0	2,9	-	4,0	-	6,7	-	20,0	-	-20,0	2,5	-6,7
0,451	2,2	-10,2	2,8	-	3,9	-	6,4	-	16,9	-	-25,6	2,4	-7,3
0,452	2,2	-10,4	2,8	-	3,8	-	6,1	-	14,7	-	-35,7	2,4	-8,1
0,453	2,2	-10,6	2,8	-	3,8	-	5,8	-	13,0	-	-58,8	2,3	-9,0

Угол ди- вер- ген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
0,454	2,2	-10,9	2,8	-	3,7	-	5,6	-	11,6	-	-166,7	2,2	-10,2
0,455	2,2	-11,1	2,7	-	3,6	-	5,4	-	10,5	-	200,0	2,2	-11,8
0,456	2,2	-11,4	2,7	-	3,6	-	5,2	-	9,6	-	62,5	2,1	-13,9
0,457	2,2	-11,6	2,7	-	3,5	-	5,0	-	8,8	-	37,0	2,1	-16,9
0,458	2,2	-11,9	2,7	-	3,4	-	4,9	-	8,2	-	26,3	2,0	-21,7
0,459	2,2	-12,2	2,7	-	3,4	-	4,7	-	7,6	-	20,4	-	-30,3
0,46	2,2	-12,5	2,6	-	3,3	-	4,5	-	7,1	-	16,7	-	-50,0
0,461	2,2	-12,8	2,6	-	3,3	-	4,4	-	6,7	-	14,1	-	-142,9
0,462	2,2	-13,2	2,6	-	3,2	-	4,3	-	6,3	-	12,2	-	166,7
0,463	2,2	-13,5	2,6	-	3,2	-	4,1	-	6,0	-	10,8	-	52,6
0,464	2,2	-13,9	2,6	-	3,1	-	4,0	-	5,7	-	9,6	-	31,3
0,465	2,2	-14,3	2,5	-	3,1	-	3,9	-	5,4	-	8,7	-	22,2
0,466	2,1	-14,7	2,5	-	3,0	-	3,8	-	5,2	-	7,9	-	17,2
0,467	2,1	-15,2	2,5	-	3,0	-	3,7	-	4,9	-	7,3	-	14,1
0,468	2,1	-15,6	2,5	-	2,9	-	3,6	-	4,7	-	6,8	-	11,9
0,469	2,1	-16,1	2,5	-	2,9	-	3,5	-	4,5	-	6,3	-	10,3
0,47	2,1	-16,7	2,4	-	2,9	-	3,4	-	4,3	-	5,9	-	9,1
0,471	2,1	-17,2	2,4	-	2,8	-	3,4	-	4,2	-	5,5	-	8,1
0,472	2,1	-17,9	2,4	-	2,8	-	3,3	-	4,0	-	5,2	-	7,4
0,473	2,1	-18,5	2,4	-	2,7	-	3,2	-	3,9	-	4,9	-	6,7
0,474	2,1	-19,2	2,4	-	2,7	-	3,1	-	3,8	-	4,7	-	6,2
0,475	2,1	-20,0	2,4	-	2,7	-	3,1	-	3,6	-	4,4	-	5,7
0,476	2,1	-20,8	2,3	-	2,6	-	3,0	-	3,5	-	4,2	-	5,3
0,477	2,1	-21,7	2,3	-	2,6	-	2,9	-	3,4	-	4,0	-	5,0
0,478	2,1	-22,7	2,3	-	2,6	-	2,9	-	3,3	-	3,9	-	4,7
0,479	2,1	-23,8	2,3	-	2,5	-	2,8	-	3,2	-	3,7	-	4,4
0,48	2,1	-25,0	2,3	-	2,5	-	2,8	-	3,1	-	3,6	-	4,2
0,481	2,1	-26,3	2,3	-	2,5	-	2,7	-	3,0	-	3,4	-	4,0
0,482	2,1	-27,8	2,2	-	2,4	-	2,7	-	3,0	-	3,3	-	3,8
0,483	2,1	-29,4	2,2	-	2,4	-	2,6	-	2,9	-	3,2	-	3,6
0,484	2,1	-31,3	2,2	-	2,4	-	2,6	-	2,8	-	3,1	-	3,4
0,485	2,1	-33,3	2,2	-	2,4	-	2,5	-	2,7	-	3,0	-	3,3
0,486	2,1	-35,7	2,2	-	2,3	-	2,5	-	2,7	-	2,9	-	3,1
0,487	2,1	-38,5	2,2	-	2,3	-	2,4	-	2,6	-	2,8	-	3,0
0,488	2,0	-41,7	2,2	-	2,3	-	2,4	-	2,6	-	2,7	-	2,9
0,489	2,0	-45,5	2,1	-	2,2	-	2,4	-	2,5	-	2,6	-	2,8
0,49	2,0	-50,0	2,1	-	2,2	-	2,3	-	2,4	-	2,6	-	2,7
0,491	2,0	-55,6	2,1	-	2,2	-	2,3	-	2,4	-	2,5	-	2,6
0,492	2,0	-62,5	2,1	-	2,2	-	2,3	-	2,3	-	2,4	-	2,5
0,493	2,0	-71,4	2,1	-	2,2	-	2,2	-	2,3	-	2,4	-	2,4
0,494	2,0	-83,3	2,1	-	2,1	-	2,2	-	2,2	-	2,3	-	2,4
0,495	2,0	-100,0	2,1	-	2,1	-	2,2	-	2,2	-	2,2	-	2,3
0,496	2,0	-125,0	2,0	-	2,1	-	2,1	-	2,2	-	2,2	-	2,2
0,497	2,0	-166,7	2,0	-	2,1	-	2,1	-	2,1	-	2,1	-	2,2
0,498	2,0	-250,0	2,0	-	2,0	-	2,1	-	2,1	-	2,1	-	2,1
0,499	2,0	-500,0	2,0	-	2,0	-	2,0	-	2,0	-	2,0	-	2,1
0,5	-2,0	МКТ	-2,0	-	-2,0	-	-2,0	-	-2,0	-	-2,0	-	-2,0

Таблица для определения угла дивергенции по длине цикла парастих для шишек (побегов) с двумя генетическими спиралями

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих							
	2	2	4	6	8	10	10	12
0	МКТ	-	-			-		
0,001	1000	-2,0	-2,0	-2,0	-2,0	-	-2,0	-2,0
0,002	500,0	-2,0	-2,0	-2,0	-2,0	-	-2,0	-2,0
0,003	333,3	-2,0	-2,0	-2,0	-2,0	-	-2,1	-2,1
0,004	250,0	-2,0	-2,0	-2,0	-2,1	-	-2,1	-2,1
0,005	200,0	-2,0	-2,0	-2,1	-2,1	-	-2,1	-2,1
0,006	166,7	-2,0	-2,0	-2,1	-2,1	-	-2,1	-2,2
0,007	142,9	-2,0	-2,1	-2,1	-2,1	-	-2,2	-2,2
0,008	125,0	-2,0	-2,1	-2,1	-2,1	-	-2,2	-2,2
0,009	111,1	-2,0	-2,1	-2,1	-2,2	-	-2,2	-2,2
0,01	100,0	-2,0	-2,1	-2,1	-2,2	-	-2,2	-2,3
0,011	90,9	-2,0	-2,1	-2,1	-2,2	-	-2,2	-2,3
0,012	83,3	-2,0	-2,1	-2,2	-2,2	-	-2,3	-2,3
0,013	76,9	-2,1	-2,1	-2,2	-2,2	-	-2,3	-2,4
0,014	71,4	-2,1	-2,1	-2,2	-2,3	-	-2,3	-2,4
0,015	66,7	-2,1	-2,1	-2,2	-2,3	-	-2,4	-2,4
0,016	62,5	-2,1	-2,1	-2,2	-2,3	-	-2,4	-2,5
0,017	58,8	-2,1	-2,1	-2,2	-2,3	-	-2,4	-2,5
0,018	55,6	-2,1	-2,2	-2,2	-2,3	-	-2,4	-2,6
0,019	52,6	-2,1	-2,2	-2,3	-2,4	-	-2,5	-2,6
0,02	50,0	-2,1	-2,2	-2,3	-2,4	-	-2,5	-2,6
0,021	47,6	-2,1	-2,2	-2,3	-2,4	-	-2,5	-2,7
0,022	45,5	-2,1	-2,2	-2,3	-2,4	-	-2,6	-2,7
0,023	43,5	-2,1	-2,2	-2,3	-2,5	-	-2,6	-2,8
0,024	41,7	-2,1	-2,2	-2,3	-2,5	-	-2,6	-2,8
0,025	40,0	-2,1	-2,2	-2,4	-2,5	-	-2,7	-2,9
0,026	38,5	-2,1	-2,2	-2,4	-2,5	-	-2,7	-2,9
0,027	37,0	-2,1	-2,2	-2,4	-2,6	-	-2,7	-3,0
0,028	35,7	-2,1	-2,3	-2,4	-2,6	-	-2,8	-3,0
0,029	34,5	-2,1	-2,3	-2,4	-2,6	-	-2,8	-3,1
0,03	33,3	-2,1	-2,3	-2,4	-2,6	-	-2,9	-3,1
0,031	32,3	-2,1	-2,3	-2,5	-2,7	-	-2,9	-3,2
0,032	31,3	-2,1	-2,3	-2,5	-2,7	-	-2,9	-3,2
0,033	30,3	-2,1	-2,3	-2,5	-2,7	-	-3,0	-3,3
0,034	29,4	-2,1	-2,3	-2,5	-2,7	-	-3,0	-3,4
0,035	28,6	-2,2	-2,3	-2,5	-2,8	-	-3,1	-3,4
0,036	27,8	-2,2	-2,3	-2,6	-2,8	-	-3,1	-3,5
0,037	27,0	-2,2	-2,3	-2,6	-2,8	-	-3,2	-3,6
0,038	26,3	-2,2	-2,4	-2,6	-2,9	-	-3,2	-3,7
0,039	25,6	-2,2	-2,4	-2,6	-2,9	-	-3,3	-3,8
0,04	25,0	-2,2	-2,4	-2,6	-2,9	-	-3,3	-3,8
0,041	24,4	-2,2	-2,4	-2,7	-3,0	-	-3,4	-3,9
0,042	23,8	-2,2	-2,4	-2,7	-3,0	-	-3,4	-4,0
0,043	23,3	-2,2	-2,4	-2,7	-3,0	-	-3,5	-4,1
0,044	22,7	-2,2	-2,4	-2,7	-3,1	-	-3,6	-4,2
0,045	22,2	-2,2	-2,4	-2,7	-3,1	-	-3,6	-4,3
0,046	21,7	-2,2	-2,5	-2,8	-3,2	-	-3,7	-4,5

Угол двер- генции	Длина цикла парастих при рядности парастих							
	2	2	4	6	8	10	10	12
0,047	21,3	-2,2	-2,5	-2,8	-3,2	-	-3,8	-4,6
0,048	20,8	-2,2	-2,5	-2,8	-3,2	-	-3,8	-4,7
0,049	20,4	-2,2	-2,5	-2,8	-3,3	-	-3,9	-4,9
0,05	20,0	-2,2	-2,5	-2,9	-3,3	-	-4,0	-5,0
0,051	19,6	-2,2	-2,5	-2,9	-3,4	-	-4,1	-5,2
0,052	19,2	-2,2	-2,5	-2,9	-3,4	-	-4,2	-5,3
0,053	18,9	-2,2	-2,5	-2,9	-3,5	-	-4,3	-5,5
0,054	18,5	-2,2	-2,6	-3,0	-3,5	-	-4,3	-5,7
0,055	18,2	-2,2	-2,6	-3,0	-3,6	-	-4,4	-5,9
0,056	17,9	-2,3	-2,6	-3,0	-3,6	-	-4,5	-6,1
0,057	17,5	-2,3	-2,6	-3,0	-3,7	-	-4,7	-6,3
0,058	17,2	-2,3	-2,6	-3,1	-3,7	-	-4,8	-6,6
0,059	16,9	-2,3	-2,6	-3,1	-3,8	-	-4,9	-6,8
0,06	16,7	-2,3	-2,6	-3,1	-3,8	-	-5,0	-7,1
0,061	16,4	-2,3	-2,6	-3,2	-3,9	-	-5,1	-7,5
0,062	16,1	-2,3	-2,7	-3,2	-4,0	-	-5,3	-7,8
0,063	15,9	-2,3	-2,7	-3,2	-4,0	-	-5,4	-8,2
0,064	15,6	-2,3	-2,7	-3,2	-4,1	-	-5,6	-8,6
0,065	15,4	-2,3	-2,7	-3,3	-4,2	-	-5,7	-9,1
0,066	15,2	-2,3	-2,7	-3,3	-4,2	-	-5,9	-9,6
0,067	14,9	-2,3	-2,7	-3,3	-4,3	-	-6,1	-10,2
0,068	14,7	-2,3	-2,7	-3,4	-4,4	-	-6,3	-10,9
0,069	14,5	-2,3	-2,8	-3,4	-4,5	-	-6,5	-11,6
0,07	14,3	-2,3	-2,8	-3,4	-4,5	-	-6,7	-12,5
0,071	14,1	-2,3	-2,8	-3,5	-4,6	-	-6,9	-13,5
0,072	13,9	-2,3	-2,8	-3,5	-4,7	-	-7,1	-14,7
0,073	13,7	-2,3	-2,8	-3,6	-4,8	-	-7,4	-16,1
0,074	13,5	-2,3	-2,8	-3,6	-4,9	-	-7,7	-17,9
0,075	13,3	-2,4	-2,9	-3,6	-5,0	-	-8,0	-20,0
0,076	13,2	-2,4	-2,9	-3,7	-5,1	-	-8,3	-22,7
0,077	13,0	-2,4	-2,9	-3,7	-5,2	-	-8,7	-26,3
0,078	12,8	-2,4	-2,9	-3,8	-5,3	-	-9,1	-31,3
0,079	12,7	-2,4	-2,9	-3,8	-5,4	-	-9,5	-38,5
0,08	12,5	-2,4	-2,9	-3,8	-5,6	-	-10,0	-50,0
0,081	12,3	-2,4	-3,0	-3,9	-5,7	-	-10,5	-71,4
0,082	12,2	-2,4	-3,0	-3,9	-5,8	-	-11,1	-125,0
0,083	12,0	-2,4	-3,0	-4,0	-6,0	-	-11,8	-500,0
0,084	11,9	-2,4	-3,0	-4,0	-6,1	-	-12,5	250,0
0,085	11,8	-2,4	-3,0	-4,1	-6,3	-	-13,3	100,0
0,086	11,6	-2,4	-3,0	-4,1	-6,4	-	-14,3	62,5
0,087	11,5	-2,4	-3,1	-4,2	-6,6	-	-15,4	45,5
0,088	11,4	-2,4	-3,1	-4,2	-6,8	-	-16,7	35,7
0,089	11,2	-2,4	-3,1	-4,3	-6,9	-	-18,2	29,4
0,09	11,1	-2,4	-3,1	-4,3	-7,1	-	-20,0	25,0
0,091	11,0	-2,4	-3,1	-4,4	-7,4	-	-22,2	21,7
0,092	10,9	-2,5	-3,2	-4,5	-7,6	-	-25,0	19,2
0,093	10,8	-2,5	-3,2	-4,5	-7,8	-	-28,6	17,2
0,094	10,6	-2,5	-3,2	-4,6	-8,1	-	-33,3	15,6
0,095	10,5	-2,5	-3,2	-4,7	-8,3	-	-40,0	14,3
0,096	10,4	-2,5	-3,2	-4,7	-8,6	-	-50,0	13,2
0,097	10,3	-2,5	-3,3	-4,8	-8,9	-	-66,7	12,2
0,098	10,2	-2,5	-3,3	-4,9	-9,3	-	-100,0	11,4
0,099	10,1	-2,5	-3,3	-4,9	-9,6	-	-200,0	10,6

Угол двер- генции	Длина цикла парастих при рядности парастих							
	2	2	4	6	8	10	10	12
0,1	10,0	-2,5	-3,3	-5,0	-10,0	-2,0	МКТ	10,0
0,101	9,9	-2,5	-3,4	-5,1	-10,4	-2,0	200,0	9,4
0,102	9,8	-2,5	-3,4	-5,2	-10,9	-2,0	100,0	8,9
0,103	9,7	-2,5	-3,4	-5,2	-11,4	-2,1	66,7	8,5
0,104	9,6	-2,5	-3,4	-5,3	-11,9	-2,1	50,0	8,1
0,105	9,5	-2,5	-3,4	-5,4	-12,5	-2,1	40,0	7,7
0,106	9,4	-2,5	-3,5	-5,5	-13,2	-2,1	33,3	7,4
0,107	9,3	-2,5	-3,5	-5,6	-13,9	-2,2	28,6	7,0
0,108	9,3	-2,6	-3,5	-5,7	-14,7	-2,2	25,0	6,8
0,109	9,2	-2,6	-3,5	-5,8	-15,6	-2,2	22,2	6,5
0,11	9,1	-2,6	-3,6	-5,9	-16,7	-2,2	20,0	6,3
0,111	9,0	-2,6	-3,6	-6,0	-17,9	-2,2	18,2	6,0
0,112	8,9	-2,6	-3,6	-6,1	-19,2	-2,3	16,7	5,8
0,113	8,8	-2,6	-3,6	-6,2	-20,8	-2,3	15,4	5,6
0,114	8,8	-2,6	-3,7	-6,3	-22,7	-2,3	14,3	5,4
0,115	8,7	-2,6	-3,7	-6,5	-25,0	-2,4	13,3	5,3
0,116	8,6	-2,6	-3,7	-6,6	-27,8	-2,4	12,5	5,1
0,117	8,5	-2,6	-3,8	-6,7	-31,3	-2,4	11,8	5,0
0,118	8,5	-2,6	-3,8	-6,8	-35,7	-2,4	11,1	4,8
0,119	8,4	-2,6	-3,8	-7,0	-41,7	-2,5	10,5	4,7
0,12	8,3	-2,6	-3,8	-7,1	-50,0	-2,5	10,0	4,5
0,121	8,3	-2,6	-3,9	-7,3	-62,5	-2,5	9,5	4,4
0,122	8,2	-2,6	-3,9	-7,5	-83,3	-2,6	9,1	4,3
0,123	8,1	-2,7	-3,9	-7,6	-125,0	-2,6	8,7	4,2
0,124	8,1	-2,7	-4,0	-7,8	-250,0	-2,6	8,3	4,1
0,125	8,0	-2,7	-4,0	-8,0	МКТ	-2,7	8,0	4,0
0,126	7,9	-2,7	-4,0	-8,2	250,0	-2,7	7,7	3,9
0,127	7,9	-2,7	-4,1	-8,4	125,0	-2,7	7,4	3,8
0,128	7,8	-2,7	-4,1	-8,6	83,3	-2,8	7,1	3,7
0,129	7,8	-2,7	-4,1	-8,8	62,5	-2,8	6,9	3,6
0,13	7,7	-2,7	-4,2	-9,1	50,0	-2,9	6,7	3,6
0,131	7,6	-2,7	-4,2	-9,3	41,7	-2,9	6,5	3,5
0,132	7,6	-2,7	-4,2	-9,6	35,7	-2,9	6,3	3,4
0,133	7,5	-2,7	-4,3	-9,9	31,3	-3,0	6,1	3,4
0,134	7,5	-2,7	-4,3	-10,2	27,8	-3,0	5,9	3,3
0,135	7,4	-2,7	-4,3	-10,5	25,0	-3,1	5,7	3,2
0,136	7,4	-2,7	-4,4	-10,9	22,7	-3,1	5,6	3,2
0,137	7,3	-2,8	-4,4	-11,2	20,8	-3,2	5,4	3,1
0,138	7,2	-2,8	-4,5	-11,6	19,2	-3,2	5,3	3,0
0,139	7,2	-2,8	-4,5	-12,0	17,9	-3,3	5,1	3,0
0,14	7,1	-2,8	-4,5	-12,5	16,7	-3,3	5,0	2,9
0,141	7,1	-2,8	-4,6	-13,0	15,6	-3,4	4,9	2,9
0,142	7,0	-2,8	-4,6	-13,5	14,7	-3,4	4,8	2,8
0,143	7,0	-2,8	-4,7	-14,1	13,9	-3,5	4,7	2,8
0,144	6,9	-2,8	-4,7	-14,7	13,2	-3,6	4,5	2,7
0,145	6,9	-2,8	-4,8	-15,4	12,5	-3,6	4,4	2,7
0,146	6,8	-2,8	-4,8	-16,1	11,9	-3,7	4,3	2,7
0,147	6,8	-2,8	-4,9	-16,9	11,4	-3,8	4,3	2,6
0,148	6,8	-2,8	-4,9	-17,9	10,9	-3,8	4,2	2,6
0,149	6,7	-2,8	-5,0	-18,9	10,4	-3,9	4,1	2,5
0,15	6,7	-2,9	-5,0	-20,0	10,0	-4,0	4,0	2,5
0,151	6,6	-2,9	-5,1	-21,3	9,6	-4,1	3,9	2,5
0,152	6,6	-2,9	-5,1	-22,7	9,3	-4,2	3,8	2,4

Угол двер- генции	Длина цикла парастих при рядности парастих							
	2	2	4	6	8	10	10	12
0,153	6,5	-2,9	-5,2	-24,4	8,9	-4,3	3,8	2,4
0,154	6,5	-2,9	-5,2	-26,3	8,6	-4,3	3,7	2,4
0,155	6,5	-2,9	-5,3	-28,6	8,3	-4,4	3,6	2,3
0,156	6,4	-2,9	-5,3	-31,3	8,1	-4,5	3,6	2,3
0,157	6,4	-2,9	-5,4	-34,5	7,8	-4,7	3,5	2,3
0,158	6,3	-2,9	-5,4	-38,5	7,6	-4,8	3,4	2,2
0,159	6,3	-2,9	-5,5	-43,5	7,4	-4,9	3,4	2,2
0,16	6,3	-2,9	-5,6	-50,0	7,1	-5,0	3,3	2,2
0,161	6,2	-2,9	-5,6	-58,8	6,9	-5,1	3,3	2,1
0,162	6,2	-3,0	-5,7	-71,4	6,8	-5,3	3,2	2,1
0,163	6,1	-3,0	-5,7	-90,9	6,6	-5,4	3,2	2,1
0,164	6,1	-3,0	-5,8	-125,0	6,4	-5,6	3,1	2,1
0,165	6,1	-3,0	-5,9	-200,0	6,3	-5,7	3,1	2,0
0,166	6,0	-3,0	-6,0	-500,0	6,1	-5,9	3,0	2,0
0,167	6,0	-3,0	-6,0	1000,0	6,0	-6,1	3,0	2,0
0,168	6,0	-3,0	-6,1	250,0	5,8	-6,3	2,9	2,0
0,169	5,9	-3,0	-6,2	142,9	5,7	-6,5	2,9	-
0,17	5,9	-3,0	-6,3	100,0	5,6	-6,7	2,9	-
0,171	5,8	-3,0	-6,3	76,9	5,4	-6,9	2,8	-
0,172	5,8	-3,0	-6,4	62,5	5,3	-7,1	2,8	-
0,173	5,8	-3,1	-6,5	52,6	5,2	-7,4	2,7	-
0,174	5,7	-3,1	-6,6	45,5	5,1	-7,7	2,7	-
0,175	5,7	-3,1	-6,7	40,0	5,0	-8,0	2,7	-
0,176	5,7	-3,1	-6,8	35,7	4,9	-8,3	2,6	-
0,177	5,6	-3,1	-6,8	32,3	4,8	-8,7	2,6	-
0,178	5,6	-3,1	-6,9	29,4	4,7	-9,1	2,6	-
0,179	5,6	-3,1	-7,0	27,0	4,6	-9,5	2,5	-
0,18	5,6	-3,1	-7,1	25,0	4,5	-10,0	2,5	-
0,181	5,5	-3,1	-7,2	23,3	4,5	-10,5	2,5	-
0,182	5,5	-3,1	-7,4	21,7	4,4	-11,1	2,4	-
0,183	5,5	-3,2	-7,5	20,4	4,3	-11,8	2,4	-
0,184	5,4	-3,2	-7,6	19,2	4,2	-12,5	2,4	-
0,185	5,4	-3,2	-7,7	18,2	4,2	-13,3	2,4	-
0,186	5,4	-3,2	-7,8	17,2	4,1	-14,3	2,3	-
0,187	5,3	-3,2	-7,9	16,4	4,0	-15,4	2,3	-
0,188	5,3	-3,2	-8,1	15,6	4,0	-16,7	2,3	-
0,189	5,3	-3,2	-8,2	14,9	3,9	-18,2	2,2	-
0,19	5,3	-3,2	-8,3	14,3	3,8	-20,0	2,2	-
0,191	5,2	-3,2	-8,5	13,7	3,8	-22,2	2,2	-
0,192	5,2	-3,2	-8,6	13,2	3,7	-25,0	2,2	-
0,193	5,2	-3,3	-8,8	12,7	3,7	-28,6	2,2	-
0,194	5,2	-3,3	-8,9	12,2	3,6	-33,3	2,1	-
0,195	5,1	-3,3	-9,1	11,8	3,6	-40,0	2,1	-
0,196	5,1	-3,3	-9,3	11,4	3,5	-50,0	2,1	-
0,197	5,1	-3,3	-9,4	11,0	3,5	-66,7	2,1	-
0,198	5,1	-3,3	-9,6	10,6	3,4	-100,0	2,0	-
0,199	5,0	-3,3	-9,8	10,3	3,4	-200,0	2,0	-
0,2	5,0	-3,3	-10,0	10,0	3,3	МКТ	2,0	-
0,201	5,0	-3,3	-10,2	9,7	3,3	200,0	2,0	-
0,202	5,0	-3,4	-10,4	9,4	3,2	100,0	2,0	-
0,203	4,9	-3,4	-10,6	9,2	3,2	66,7	-	-
0,204	4,9	-3,4	-10,9	8,9	3,2	50,0	-	-
0,205	4,9	-3,4	-11,1	8,7	3,1	40,0	-	-

Угол двер- генции	Длина цикла парастих при рядности парастих							
	2	2	4	6	8	10	10	12
0,206	4,9	-3,4	-11,4	8,5	3,1	33,3	-	-
0,207	4,8	-3,4	-11,6	8,3	3,0	28,6	-	-
0,208	4,8	-3,4	-11,9	8,1	3,0	25,0	-	-
0,209	4,8	-3,4	-12,2	7,9	3,0	22,2	-	-
0,21	4,8	-3,4	-12,5	7,7	2,9	20,0	-	-
0,211	4,7	-3,5	-12,8	7,5	2,9	18,2	-	-
0,212	4,7	-3,5	-13,2	7,4	2,9	16,7	-	-
0,213	4,7	-3,5	-13,5	7,2	2,8	15,4	-	-
0,214	4,7	-3,5	-13,9	7,0	2,8	14,3	-	-
0,215	4,7	-3,5	-14,3	6,9	2,8	13,3	-	-
0,216	4,6	-3,5	-14,7	6,8	2,7	12,5	-	-
0,217	4,6	-3,5	-15,2	6,6	2,7	11,8	-	-
0,218	4,6	-3,5	-15,6	6,5	2,7	11,1	-	-
0,219	4,6	-3,6	-16,1	6,4	2,7	10,5	-	-
0,22	4,5	-3,6	-16,7	6,3	2,6	10,0	-	-
0,221	4,5	-3,6	-17,2	6,1	2,6	9,5	-	-
0,222	4,5	-3,6	-17,9	6,0	2,6	9,1	-	-
0,223	4,5	-3,6	-18,5	5,9	2,6	8,7	-	-
0,224	4,5	-3,6	-19,2	5,8	2,5	8,3	-	-
0,225	4,4	-3,6	-20,0	5,7	2,5	8,0	-	-
0,226	4,4	-3,6	-20,8	5,6	2,5	7,7	-	-
0,227	4,4	-3,7	-21,7	5,5	2,5	7,4	-	-
0,228	4,4	-3,7	-22,7	5,4	2,4	7,1	-	-
0,229	4,4	-3,7	-23,8	5,3	2,4	6,9	-	-
0,23	4,3	-3,7	-25,0	5,3	2,4	6,7	-	-
0,231	4,3	-3,7	-26,3	5,2	2,4	6,5	-	-
0,232	4,3	-3,7	-27,8	5,1	2,3	6,2	-	-
0,233	4,3	-3,7	-29,4	5,0	2,3	6,1	-	-
0,234	4,3	-3,8	-31,3	5,0	2,3	5,9	-	-
0,235	4,3	-3,8	-33,3	4,9	2,3	5,7	-	-
0,236	4,2	-3,8	-35,7	4,8	2,3	5,6	-	-
0,237	4,2	-3,8	-38,5	4,7	2,2	5,4	-	-
0,238	4,2	-3,8	-41,7	4,7	2,2	5,3	-	-
0,239	4,2	-3,8	-45,5	4,6	2,2	5,1	-	-
0,24	4,2	-3,8	-50,0	4,5	2,2	5,0	-	-
0,241	4,1	-3,9	-55,6	4,5	2,2	4,9	-	-
0,242	4,1	-3,9	-62,5	4,4	2,1	4,8	-	-
0,243	4,1	-3,9	-71,4	4,4	2,1	4,7	-	-
0,244	4,1	-3,9	-83,3	4,3	2,1	4,5	-	-
0,245	4,1	-3,9	-100,0	4,3	2,1	4,4	-	-
0,246	4,1	-3,9	-125,0	4,2	2,1	4,3	-	-
0,247	4,0	-4,0	-166,7	4,1	2,0	4,3	-	-
0,248	4,0	-4,0	-250,0	4,1	2,0	4,2	-	-
0,249	4,0	-4,0	-500,0	4,0	2,0	4,1	-	-
0,25	4,0	-4,0	МКТ	4,0	2,0	4,0	-	-

Таблица для определения угла дивергенции по длине цикла парастих для шишек (побегов) с тремя генетическими спиралями

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих						
	3	3	6	9	12	15	15
0	МКТ	-3,0	-3,0	-3,0	-3,0	3,0	-3,0
0,001	1000,0	-3,0	-3,0	-3,0	-3,0	3,0	-3,0
0,002	500,0	-3,0	-3,0	-3,1	-3,1	2,9	-3,1
0,003	333,3	-3,0	-3,1	-3,1	-3,1	2,9	-3,1
0,004	250,0	-3,0	-3,1	-3,1	-3,2	2,8	-3,2
0,005	200,0	-3,0	-3,1	-3,1	-3,2	2,8	-3,2
0,006	166,7	-3,1	-3,1	-3,2	-3,2	2,8	-3,3
0,007	142,9	-3,1	-3,1	-3,2	-3,3	2,7	-3,4
0,008	125,0	-3,1	-3,2	-3,2	-3,3	2,7	-3,4
0,009	111,1	-3,1	-3,2	-3,3	-3,4	2,6	-3,5
0,01	100,0	-3,1	-3,2	-3,3	-3,4	2,6	-3,5
0,011	90,9	-3,1	-3,2	-3,3	-3,5	2,6	-3,6
0,012	83,3	-3,1	-3,2	-3,4	-3,5	2,5	-3,7
0,013	76,9	-3,1	-3,3	-3,4	-3,6	2,5	-3,7
0,014	71,4	-3,1	-3,3	-3,4	-3,6	2,5	-3,8
0,015	66,7	-3,1	-3,3	-3,5	-3,7	2,4	-3,9
0,016	62,5	-3,2	-3,3	-3,5	-3,7	2,4	-3,9
0,017	58,8	-3,2	-3,3	-3,5	-3,8	2,4	-4,0
0,018	55,6	-3,2	-3,4	-3,6	-3,8	2,4	-4,1
0,019	52,6	-3,2	-3,4	-3,6	-3,9	2,3	-4,2
0,02	50,0	-3,2	-3,4	-3,7	-3,9	2,3	-4,3
0,021	47,6	-3,2	-3,4	-3,7	-4,0	2,3	-4,4
0,022	45,5	-3,2	-3,5	-3,7	-4,1	2,3	-4,5
0,023	43,5	-3,2	-3,5	-3,8	-4,1	2,2	-4,6
0,024	41,7	-3,2	-3,5	-3,8	-4,2	2,2	-4,7
0,025	40,0	-3,2	-3,5	-3,9	-4,3	2,2	-4,8
0,026	38,5	-3,3	-3,6	-3,9	-4,4	2,2	-4,9
0,027	37,0	-3,3	-3,6	-4,0	-4,4	2,1	-5,0
0,028	35,7	-3,3	-3,6	-4,0	-4,5	2,1	-5,2
0,029	34,5	-3,3	-3,6	-4,1	-4,6	2,1	-5,3
0,03	33,3	-3,3	-3,7	-4,1	-4,7	2,1	-5,5
0,031	32,3	-3,3	-3,7	-4,2	-4,8	2,0	-5,6
0,032	31,3	-3,3	-3,7	-4,2	-4,9	2,0	-5,8
0,033	30,3	-3,3	-3,7	-4,3	-5,0	2,0	-5,9
0,034	29,4	-3,3	-3,8	-4,3	-5,1	-2,0	-6,1
0,035	28,6	-3,4	-3,8	-4,4	-5,2	-2,0	-6,3
0,036	27,8	-3,4	-3,8	-4,4	-5,3	-2,1	-6,5
0,037	27,0	-3,4	-3,9	-4,5	-5,4	-2,1	-6,7
0,038	26,3	-3,4	-3,9	-4,6	-5,5	-2,1	-7,0
0,039	25,6	-3,4	-3,9	-4,6	-5,6	-2,1	-7,2
0,04	25,0	-3,4	-3,9	-4,7	-5,8	-2,1	-7,5
0,041	24,4	-3,4	-4,0	-4,8	-5,9	-2,2	-7,8
0,042	23,8	-3,4	-4,0	-4,8	-6,0	-2,2	-8,1
0,043	23,3	-3,4	-4,0	-4,9	-6,2	-2,2	-8,5

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих						
	3	3	6	9	12	15	15
0,044	22,7	-3,5	-4,1	-5,0	-6,4	-2,2	-8,8
0,045	22,2	-3,5	-4,1	-5,0	-6,5	-2,3	-9,2
0,046	21,7	-3,5	-4,1	-5,1	-6,7	-2,3	-9,7
0,047	21,3	-3,5	-4,2	-5,2	-6,9	-2,3	-10,2
0,048	20,8	-3,5	-4,2	-5,3	-7,1	-2,3	-10,7
0,049	20,4	-3,5	-4,2	-5,4	-7,3	-2,4	-11,3
0,05	20,0	-3,5	-4,3	-5,5	-7,5	-2,4	-12,0
0,051	19,6	-3,5	-4,3	-5,5	-7,7	-2,4	-12,8
0,052	19,2	-3,6	-4,4	-5,6	-8,0	-2,5	-13,6
0,053	18,9	-3,6	-4,4	-5,7	-8,2	-2,5	-14,6
0,054	18,5	-3,6	-4,4	-5,8	-8,5	-2,5	-15,8
0,055	18,2	-3,6	-4,5	-5,9	-8,8	-2,6	-17,1
0,056	17,9	-3,6	-4,5	-6,0	-9,1	-2,6	-18,7
0,057	17,5	-3,6	-4,6	-6,2	-9,5	-2,6	-20,7
0,058	17,2	-3,6	-4,6	-6,3	-9,9	-2,7	-23,1
0,059	16,9	-3,6	-4,6	-6,4	-10,3	-2,7	-26,1
0,06	16,7	-3,7	-4,7	-6,5	-10,7	-2,7	-30,0
0,061	16,4	-3,7	-4,7	-6,7	-11,2	-2,8	-35,3
0,062	16,1	-3,7	-4,8	-6,8	-11,7	-2,8	-42,8
0,063	15,9	-3,7	-4,8	-6,9	-12,3	-2,8	-54,5
0,064	15,6	-3,7	-4,9	-7,1	-12,9	-2,9	-75,0
0,065	15,4	-3,7	-4,9	-7,2	-13,6	-2,9	-119,9
0,066	15,2	-3,7	-5,0	-7,4	-14,4	-3,0	-299,4
0,067	14,9	-3,8	-5,0	-7,6	-15,3	-3,0	602,4
0,068	14,7	-3,8	-5,1	-7,7	-16,3	-3,1	150,2
0,069	14,5	-3,8	-5,1	-7,9	-17,4	-3,1	85,8
0,07	14,3	-3,8	-5,2	-8,1	-18,7	-3,2	60,0
0,071	14,1	-3,8	-5,2	-8,3	-20,3	-3,2	46,2
0,072	13,9	-3,8	-5,3	-8,5	-22,1	-3,3	37,5
0,073	13,7	-3,8	-5,3	-8,7	-24,2	-3,3	31,6
0,074	13,5	-3,9	-5,4	-9,0	-26,8	-3,4	27,3
0,075	13,3	-3,9	-5,5	-9,2	-30,0	-3,4	24,0
0,076	13,2	-3,9	-5,5	-9,5	-34,1	-3,5	21,4
0,077	13,0	-3,9	-5,6	-9,8	-39,5	-3,6	19,4
0,078	12,8	-3,9	-5,6	-10,1	-46,9	-3,6	17,6
0,079	12,7	-3,9	-5,7	-10,4	-57,7	-3,7	16,2
0,08	12,5	-3,9	-5,8	-10,7	-75,0	-3,7	15,0
0,081	12,3	-4,0	-5,8	-11,1	-107,1	-3,8	14,0
0,082	12,2	-4,0	-5,9	-11,4	-187,3	-3,9	13,0
0,083	12,0	-4,0	-6,0	-11,9	-746,3	-4,0	12,2
0,084	11,9	-4,0	-6,0	-12,3	375,9	-4,1	11,5
0,085	11,8	-4,0	-6,1	-12,8	150,2	-4,1	10,9
0,086	11,6	-4,0	-6,2	-13,3	93,8	-4,2	10,3
0,087	11,5	-4,1	-6,3	-13,8	68,2	-4,3	9,8
0,088	11,4	-4,1	-6,4	-14,4	53,6	-4,4	9,4
0,089	11,2	-4,1	-6,4	-15,1	44,1	-4,5	9,0
0,09	11,1	-4,1	-6,5	-15,8	37,5	-4,6	8,6
0,091	11,0	-4,1	-6,6	-16,6	32,6	-4,7	8,2

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих						
	3	3	6	9	12	15	15
0,092	10,9	-4,1	-6,7	-17,4	28,9	-4,8	7,9
0,093	10,8	-4,2	-6,8	-18,4	25,9	-5,0	7,6
0,094	10,6	-4,2	-6,9	-19,5	23,4	-5,1	7,3
0,095	10,5	-4,2	-7,0	-20,7	21,4	-5,2	7,1
0,096	10,4	-4,2	-7,1	-22,1	19,7	-5,4	6,8
0,097	10,3	-4,2	-7,2	-23,6	18,3	-5,5	6,6
0,098	10,2	-4,2	-7,3	-25,4	17,0	-5,7	6,4
0,099	10,1	-4,3	-7,4	-27,5	16,0	-5,8	6,2
0,1	10,0	-4,3	-7,5	-30,0	15,0	-6,0	6,0
0,101	9,9	-4,3	-7,6	-33,0	14,2	-6,2	5,8
0,102	9,8	-4,3	-7,7	-36,6	13,4	-6,4	5,7
0,103	9,7	-4,3	-7,9	-41,1	12,7	-6,6	5,5
0,104	9,6	-4,4	-8,0	-46,9	12,1	-6,8	5,4
0,105	9,5	-4,4	-8,1	-54,5	11,5	-7,1	5,2
0,106	9,4	-4,4	-8,2	-65,2	11,0	-7,3	5,1
0,107	9,3	-4,4	-8,4	-81,0	10,6	-7,6	5,0
0,108	9,3	-4,4	-8,5	-107,1	10,1	-7,9	4,8
0,109	9,2	-4,5	-8,7	-157,7	9,7	-8,2	4,7
0,11	9,1	-4,5	-8,8	-299,4	9,4	-8,6	4,6
0,111	9,0	-4,5	-9,0	-2941,2	9,0	-9,0	4,5
0,112	8,9	-4,5	-9,1	375,9	8,7	-9,4	4,4
0,113	8,8	-4,5	-9,3	176,7	8,4	-9,8	4,3
0,114	8,8	-4,6	-9,5	115,5	8,2	-10,3	4,2
0,115	8,7	-4,6	-9,7	85,8	7,9	-10,9	4,1
0,116	8,6	-4,6	-9,9	68,2	7,7	-11,5	4,1
0,117	8,5	-4,6	-10,1	56,6	7,4	-12,2	4,0
0,118	8,5	-4,6	-10,3	48,4	7,2	-13,0	3,9
0,119	8,4	-4,7	-10,5	42,3	7,0	-14,0	3,8
0,12	8,3	-4,7	-10,7	37,5	6,8	-15,0	3,8
0,121	8,3	-4,7	-10,9	33,7	6,6	-16,2	3,7
0,122	8,2	-4,7	-11,2	30,6	6,5	-17,6	3,6
0,123	8,1	-4,8	-11,4	28,0	6,3	-19,4	3,6
0,124	8,1	-4,8	-11,7	25,9	6,1	-21,4	3,5
0,125	8,0	-4,8	-12,0	24,0	6,0	-24,0	3,4
0,126	7,9	-4,8	-12,3	22,4	5,9	-27,3	3,4
0,127	7,9	-4,8	-12,6	21,0	5,7	-31,6	3,3
0,128	7,8	-4,9	-12,9	19,7	5,6	-37,5	3,3
0,129	7,8	-4,9	-13,3	18,6	5,5	-46,1	3,2
0,13	7,7	-4,9	-13,6	17,6	5,4	-60,0	3,2
0,131	7,6	-4,9	-14,0	16,8	5,2	-85,7	3,1
0,132	7,6	-5,0	-14,4	16,0	5,1	-149,9	3,1
0,133	7,5	-5,0	-14,9	15,2	5,0	-598,8	3,0
0,134	7,5	-5,0	-15,3	14,6	4,9	300,3	-
0,135	7,4	-5,0	-15,8	14,0	4,8	120,0	-
0,136	7,4	-5,1	-16,3	13,4	4,7	75,0	-
0,137	7,3	-5,1	-16,9	12,9	4,7	54,6	-
0,138	7,2	-5,1	-17,4	12,4	4,6	42,9	-
0,139	7,2	-5,1	-18,1	12,0	4,5	35,3	-

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих						
	3	3	6	9	12	15	15
0,14	7,1	-5,2	-18,7	11,5	4,4	30,0	-
0,141	7,1	-5,2	-19,5	11,2	4,3	26,1	-
0,142	7,0	-5,2	-20,3	10,8	4,3	23,1	-
0,143	7,0	-5,3	-21,1	10,5	4,2	20,7	-
0,144	6,9	-5,3	-22,1	10,1	4,1	18,8	-
0,145	6,9	-5,3	-23,1	9,8	4,1	17,1	-
0,146	6,8	-5,3	-24,2	9,6	4,0	15,8	-
0,147	6,8	-5,4	-25,4	9,3	3,9	14,6	-
0,148	6,8	-5,4	-26,8	9,0	3,9	13,6	-
0,149	6,7	-5,4	-28,3	8,8	3,8	12,8	-
0,15	6,7	-5,5	-30,0	8,6	3,8	12,0	-
0,151	6,6	-5,5	-31,9	8,4	3,7	11,3	-
0,152	6,6	-5,5	-34,1	8,2	3,6	10,7	-
0,153	6,5	-5,5	-36,6	8,0	3,6	10,2	-
0,154	6,5	-5,6	-39,5	7,8	3,5	9,7	-
0,155	6,5	-5,6	-42,8	7,6	3,5	9,2	-
0,156	6,4	-5,6	-46,9	7,4	3,4	8,8	-
0,157	6,4	-5,7	-51,7	7,3	3,4	8,5	-
0,158	6,3	-5,7	-57,7	7,1	3,3	8,1	-
0,159	6,3	-5,7	-65,2	7,0	3,3	7,8	-
0,16	6,3	-5,8	-75,0	6,8	3,3	7,5	-
0,161	6,2	-5,8	-88,2	6,7	3,2	7,2	-
0,162	6,2	-5,8	-107,1	6,6	3,2	7,0	-
0,163	6,1	-5,9	-136,2	6,4	3,1	6,7	-
0,164	6,1	-5,9	-187,3	6,3	3,1	6,5	-
0,165	6,1	-5,9	-299,4	6,2	3,1	6,3	-
0,166	6,0	-6,0	-746,3	6,1	3,0	6,1	-

Таблица для определения угла дивергенции по длине цикла парастих для шишек (побегов) с четырьмя генетическими спиралями

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих					
	4	4	8	12	12	16
0	МКТ	-4,0	-4,0	-2,0	-4,0	-4,0
0,001	1000,0	-4,0	-4,0	-2,0	-4,0	-4,1
0,002	500,0	-4,0	-4,1	-2,0	-4,1	-4,1
0,003	333,3	-4,0	-4,1	-2,0	-4,1	-4,2
0,004	250,0	-4,1	-4,1	-2,0	-4,2	-4,3
0,005	200,0	-4,1	-4,2	-2,1	-4,3	-4,3
0,006	166,7	-4,1	-4,2	-2,1	-4,3	-4,4
0,007	142,9	-4,1	-4,2	-2,1	-4,4	-4,5
0,008	125,0	-4,1	-4,3	-2,1	-4,4	-4,6
0,009	111,1	-4,1	-4,3	-2,1	-4,5	-4,7
0,01	100,0	-4,2	-4,3	-2,1	-4,5	-4,8
0,011	90,9	-4,2	-4,4	-2,1	-4,6	-4,9
0,012	83,3	-4,2	-4,4	-2,2	-4,7	-5,0
0,013	76,9	-4,2	-4,5	-2,2	-4,7	-5,1
0,014	71,4	-4,2	-4,5	-2,2	-4,8	-5,2
0,015	66,7	-4,3	-4,5	-2,2	-4,9	-5,3
0,016	62,5	-4,3	-4,6	-2,2	-5,0	-5,4
0,017	58,8	-4,3	-4,6	-2,2	-5,0	-5,5
0,018	55,6	-4,3	-4,7	-2,2	-5,1	-5,6
0,019	52,6	-4,3	-4,7	-2,3	-5,2	-5,7
0,02	50,0	-4,3	-4,8	-2,3	-5,3	-5,9
0,021	47,6	-4,4	-4,8	-2,3	-5,3	-6,0
0,022	45,5	-4,4	-4,9	-2,3	-5,4	-6,2
0,023	43,5	-4,4	-4,9	-2,3	-5,5	-6,3
0,024	41,7	-4,4	-5,0	-2,3	-5,6	-6,5
0,025	40,0	-4,4	-5,0	-2,4	-5,7	-6,7
0,026	38,5	-4,5	-5,1	-2,4	-5,8	-6,8
0,027	37,0	-4,5	-5,1	-2,4	-5,9	-7,0
0,028	35,7	-4,5	-5,2	-2,4	-6,0	-7,2
0,029	34,5	-4,5	-5,2	-2,4	-6,1	-7,5
0,03	33,3	-4,5	-5,3	-2,4	-6,3	-7,7
0,031	32,3	-4,6	-5,3	-2,5	-6,4	-7,9
0,032	31,3	-4,6	-5,4	-2,5	-6,5	-8,2
0,033	30,3	-4,6	-5,4	-2,5	-6,6	-8,5
0,034	29,4	-4,6	-5,5	-2,5	-6,8	-8,8
0,035	28,6	-4,7	-5,6	-2,5	-6,9	-9,1
0,036	27,8	-4,7	-5,6	-2,6	-7,0	-9,4
0,037	27,0	-4,7	-5,7	-2,6	-7,2	-9,8
0,038	26,3	-4,7	-5,7	-2,6	-7,4	-10,2
0,039	25,6	-4,7	-5,8	-2,6	-7,5	-10,6
0,04	25,0	-4,8	-5,9	-2,6	-7,7	-11,1
0,041	24,4	-4,8	-6,0	-2,7	-7,9	-11,6

Угол диверген- ции	Длина цикла парастих при рядности парастих					
	4	4	8	12	12	16
0,042	23,8	-4,8	-6,0	-2,7	-8,1	-12,2
0,043	23,3	-4,8	-6,1	-2,7	-8,3	-12,8
0,044	22,7	-4,9	-6,2	-2,7	-8,5	-13,5
0,045	22,2	-4,9	-6,3	-2,7	-8,7	-14,3
0,046	21,7	-4,9	-6,3	-2,8	-8,9	-15,2
0,047	21,3	-4,9	-6,4	-2,8	-9,2	-16,1
0,048	20,8	-5,0	-6,5	-2,8	-9,4	-17,2
0,049	20,4	-5,0	-6,6	-2,8	-9,7	-18,5
0,05	20,0	-5,0	-6,7	-2,9	-10,0	-20,0
0,051	19,6	-5,0	-6,8	-2,9	-10,3	-21,7
0,052	19,2	-5,1	-6,8	-2,9	-10,6	-23,8
0,053	18,9	-5,1	-6,9	-2,9	-11,0	-26,3
0,054	18,5	-5,1	-7,0	-3,0	-11,4	-29,4
0,055	18,2	-5,1	-7,1	-3,0	-11,8	-33,3
0,056	17,9	-5,2	-7,2	-3,0	-12,2	-38,5
0,057	17,5	-5,2	-7,4	-3,0	-12,7	-45,5
0,058	17,2	-5,2	-7,5	-3,1	-13,2	-55,6
0,059	16,9	-5,2	-7,6	-3,1	-13,7	-71,4
0,06	16,7	-5,3	-7,7	-3,1	-14,3	-100,0
0,061	16,4	-5,3	-7,8	-3,2	-14,9	-166,7
0,062	16,1	-5,3	-7,9	-3,2	-15,6	-500,0
0,063	15,9	-5,3	-8,1	-3,2	-16,4	500,0
0,064	15,6	-5,4	-8,2	-3,2	-17,2	166,7
0,065	15,4	-5,4	-8,3	-3,3	-18,2	100,0
0,066	15,2	-5,4	-8,5	-3,3	-19,2	71,4
0,067	14,9	-5,5	-8,6	-3,3	-20,4	55,6
0,068	14,7	-5,5	-8,8	-3,4	-21,7	45,5
0,069	14,5	-5,5	-8,9	-3,4	-23,3	38,5
0,07	14,3	-5,6	-9,1	-3,4	-25,0	33,3
0,071	14,1	-5,6	-9,3	-3,5	-27,0	29,4
0,072	13,9	-5,6	-9,4	-3,5	-29,4	26,3
0,073	13,7	-5,6	-9,6	-3,6	-32,3	23,8
0,074	13,5	-5,7	-9,8	-3,6	-35,7	21,7
0,075	13,3	-5,7	-10,0	-3,6	-40,0	20,0
0,076	13,2	-5,7	-10,2	-3,7	-45,5	18,5
0,077	13,0	-5,8	-10,4	-3,7	-52,6	17,2
0,078	12,8	-5,8	-10,6	-3,8	-62,5	16,1
0,079	12,7	-5,8	-10,9	-3,8	-76,9	15,2
0,08	12,5	-5,9	-11,1	-3,8	-100,0	14,3
0,081	12,3	-5,9	-11,4	-3,9	-142,9	13,5
0,082	12,2	-6,0	-11,6	-3,9	-250,0	12,8
0,083	12,0	-6,0	-11,9	-4,0	-1000,0	12,2
0,084	11,9	-6,0	-12,2	-4,0	500,0	11,6
0,085	11,8	-6,1	-12,5	-4,1	200,0	11,1
0,086	11,6	-6,1	-12,8	-4,1	125,0	10,6

Угол дивергенции	Длина цикла парастих при рядности парастих					
	4	4	8	12	12	16
0,087	11,5	-6,1	-13,2	-4,2	90,9	10,2
0,088	11,4	-6,2	-13,5	-4,2	71,4	9,8
0,089	11,2	-6,2	-13,9	-4,3	58,8	9,4
0,09	11,1	-6,3	-14,3	-4,3	50,0	9,1
0,091	11,0	-6,3	-14,7	-4,4	43,5	8,8
0,092	10,9	-6,3	-15,2	-4,5	38,5	8,5
0,093	10,8	-6,4	-15,6	-4,5	34,5	8,2
0,094	10,6	-6,4	-16,1	-4,6	31,3	7,9
0,095	10,5	-6,5	-16,7	-4,7	28,6	7,7
0,096	10,4	-6,5	-17,2	-4,7	26,3	7,5
0,097	10,3	-6,5	-17,9	-4,8	24,4	7,2
0,098	10,2	-6,6	-18,5	-4,9	22,7	7,0
0,099	10,1	-6,6	-19,2	-4,9	21,3	6,8
0,1	10,0	-6,7	-20,0	-5,0	20,0	6,7
0,101	9,9	-6,7	-20,8	-5,1	18,9	6,5
0,102	9,8	-6,8	-21,7	-5,2	17,9	6,3
0,103	9,7	-6,8	-22,7	-5,2	16,9	6,2
0,104	9,6	-6,8	-23,8	-5,3	16,1	6,0
0,105	9,5	-6,9	-25,0	-5,4	15,4	5,9
0,106	9,4	-6,9	-26,3	-5,5	14,7	5,7
0,107	9,3	-7,0	-27,8	-5,6	14,1	5,6
0,108	9,3	-7,0	-29,4	-5,7	13,5	5,5
0,109	9,2	-7,1	-31,3	-5,8	13,0	5,4
0,11	9,1	-7,1	-33,3	-5,9	12,5	5,3
0,111	9,0	-7,2	-35,7	-6,0	12,0	5,2
0,112	8,9	-7,2	-38,5	-6,1	11,6	5,1
0,113	8,8	-7,3	-41,7	-6,2	11,2	5,0
0,114	8,8	-7,4	-45,5	-6,3	10,9	4,9
0,115	8,7	-7,4	-50,0	-6,5	10,5	4,8
0,116	8,6	-7,5	-55,6	-6,6	10,2	4,7
0,117	8,5	-7,5	-62,5	-6,7	9,9	4,6
0,118	8,5	-7,6	-71,4	-6,8	9,6	4,5
0,119	8,4	-7,6	-83,3	-7,0	9,3	4,4
0,12	8,3	-7,7	-100,0	-7,1	9,1	4,3
0,121	8,3	-7,8	-125,0	-7,3	8,8	4,3
0,122	8,2	-7,8	-166,7	-7,5	8,6	4,2
0,123	8,1	-7,9	-250,0	-7,6	8,4	4,1
0,124	8,1	-7,9	-500,0	-7,8	8,2	4,1
0,125	8,0	-8,0	МКТ	-8,0	8,0	4,0

Примечание к приложениям:

МТК – максимальная критическая точка для данного ряда парастих. В этих точках ряды парастих представляют собой ортостихи (ряды параллельные продольной оси стебля) и длина их не ограничена циклом.

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА .....	3
1. ВВЕДЕНИЕ .....	4
1.1 ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ.....	4
1.2 ИСТОРИЯ ВОПРОСА.....	8
2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛЛОТАКСИСА.....	16
2.1 МОДЕЛИРОВАНИЕ ФИЛЛОТАКСИСА.....	16
2.1.1 Построение модели .....	16
2.1.2 Примеры моделей филлотаксиса.....	17
2.2 ВИДИМЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ФИЛЛОТАКСИСА .....	18
2.2.1 Четко выделяемые парастихи.....	18
2.2.2 Количество элементов в циклах парастих.....	24
2.2.3 Критические точки и методы их расчета.....	25
2.2.4 Перекрывание рядов парастих, определение перекрывающихся рядов ..	28
2.2.5 Парастихи и ортостихи.....	28
2.3 НАХОЖДЕНИЕ ОСНОВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИЛЛОТАКСИСА .....	30
2.3.1 Основные характеристики филлотаксиса.....	30
2.3.2 Определение числа элементов в циклах парастих по углу дивергенции	31
2.3.3 Определение угла дивергенции по числу членов в циклах парастих .....	34
2.3.4 Сохранение угла дивергенции при росте.....	35
2.3.5 Методика определения филлотаксиса на побегах и шишках.....	35
2.3.6 Изменчивость угла дивергенции .....	38
3. ТИПЫ ФИЛЛОТАКСИСА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ РЕАЛИЗАЦИИ .....	42
3.1 ТИПЫ ФИЛЛОТАКСИСА.....	42
3.2 ЗАКОНОМЕРНОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ТИПОВ ФИЛЛОТАКСИСА.....	42
3.3 ПАРАСТИХИЙНЫЙ И ОРТОСТИХИЙНЫЙ ФИЛЛОТАКСИС .....	50
3.4 МАТЕМАТИЧЕСКИЙ РАСЧЕТ ИДЕАЛЬНЫХ УГЛОВ.....	51
4. МЕХАНИЗМ ПОЯВЛЕНИЯ ФИЛЛОТАКСИСА НА КОНУСЕ НАРАСТАНИЯ .....	52
4.1 ПОСТАНОВКА ВОПРОСА .....	52
4.2 ПОСТРОЕНИЕ И ИЗУЧЕНИЯ МОДЕЛИ.....	52
5. ОТ СТРУКТУРЫ ПОБЕГА К СТРУКТУРЕ ВЕТВИ И НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ДЕРЕВА .....	57
5.1 МОРФОЛОГИЯ РАЗНЫХ УРОВНЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ РАСТЕНИЯ .....	57
5.2 СВОЙСТВА БОКОВЫХ УДЛИНЕННЫХ ПОБЕГОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ МЕСТА В ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СПИРАЛИ .....	57
5.2.1 Методика определения последовательности боковых побегов по генетической спирали .....	57
5.2.2 Влияние места в генетической спирали на свойства побегов .....	58
5.2 ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧЕШУЙ НА УКРОЧЕННЫХ ПОБЕГАХ .....	69
6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	76
6.1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ЗНАНИЯ И ИХ ПРАКТИЧЕСКАЯ ОТДАЧА.....	76
6.2 СИСТЕМНО-ДИНАМИЧЕСКИЙ ПОДХОД .....	76
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	79
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	85

*Научное издание*

**Брынцев Владимир Альбертович**

**ФИЛЛОТАКСИС**  
ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ КОМПЬЮТЕРНЫХ МОДЕЛЕЙ  
ДЛЯ РЕШЕНИЯ ВОПРОСОВ  
ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

*Под редакцией автора*