Институт
Компьютерных
Исследований

R&C
Dynamics

PHYLLOTAXIS

A systemic study in plant morphogenesis

ROGER V. JEAN
University of Québec at Rimouski

CAMBRIDGE
UNIVERSITY PRESS

ФИЛЛОТАКСИС

Системное исследование морфогенеза растений

РОДЖЕР В. ДЖАН

Перевод с английского А. А. Чумичкина

Под редакцией доктора физ.-мат. наук С. В. Петухова

Москва ♦ Ижевск

2006

УДК 581.3

Научно-издательский центр «Регулярная и хаотическая динамика» и Институт компьютерных исследований входят в структуру Удмуртского государственного университета и ведут совместную деятельность по различным научным, образовательным, издательским и информационным проектам.

R&C Dynamics

Взаимодействие ИКИ и НИЦ «РХД» направлено на продвижение фундаментальных математических и естественнонаучных знаний, сближение университетской и академической наук, интеграции российских и зарубежных исследований.

Джан Р. В.
Филлотаксис: системное исследование морфогенеза растений. — Москва-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований, 2006. — 464 с.

Филлотаксис, т. е. изучение паттернов, образуемых листьями и другими органами, поднимает один из глубочайших вопросов, связанных с морфогенезом растений. Сам вопрос формулируется таким образом: какие принципы биологической организации лежат в основе образования этих динамических геометрических систем? Неизменное присутствие в таких системах чисел Фибоначчи приводит в восхищение не одно поколение математиков и ботаников.

В настоящей книге, впервые за все время, многие аспекты филлотаксиса изложены как единое целое. Объединенная концепция филлотаксиса, принятая автором данной книги, основывается на экспериментальных, анатомических, психологических и палеонтологических наблюдениях и находках, а также на исследовании клеточного строения живых организмов. Книга может служить основой для формального анализа ботанических данных, при этом основной упор делается на то, что филлотаксисные парадигмы играют весьма важную роль в изучении других структур, например кристаллов и протеинов. Материал книги может быть полезен кристаллографам, физикам, а также ботаникам и математикам.

ISBN 5-93972-598-8

© Роджер В. Джан, 2006
© НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2006

http://shop.rcd.ru
http://ics.org.ru

Всем тем, кто внес вклад в исследование феномена филлотаксиса, и в особенности братьям Бравэ, заложившим основы его математической обработки, а также Черчу, который предвидел важность системного подхода к филлотаксису.

Прежде всего — П., К. Й. и И. -М.

И вот мы находимся в царстве чисел, и каждое число — это цветок. Они объединяются друг с другом в строгом порядке, и появляется соцветие. Числа и формы, искусно руководящие последовательным ростом и развитием цветов и кристаллов, всегда создают тот же узор. Эти узоры представляют другую грань света, который есть инструмент совершенного зодчества; они являют собой результат тонкой работы, производимой всемогущей планетарной геометрией, для которой случайность означает уход от истины.

Оглавление

Предисловие к русскому изданию 15

Благодарности 18

Предисловие автора 19
1. Предмет и задачи книги 19
2. Загадка происхождения филлотаксисных паттернов 21
3. Уровень представления материала 23
4. Основные труды по филлотаксису 24

ЧАСТЬ I. РАСПОЗНАВАНИЕ ПАТТЕРНОВ 27

Введение 29

Глава 1. **Центрическое представление** 31
1.1. Парастихийные пары (m, n) 31
1.1.1. Паттерны растений 31
1.1.2. Кольцевые и спиральные паттерны 32
1.1.3. Контактные парастихи 33
1.2. Основные понятия 37
1.2.1. Видимые встречные парастихийные пары 37
1.2.2. Генетическая спираль и теорема Бравэ 39
1.2.3. Угол расхождения d и пластохронное отношение R . . 41
1.3. Математические константы 41
1.3.1. Последовательности Фибоначчи и Люка 41
1.3.2. Золотое сечение τ 43
1.3.3. Соотношения между математическими константами . 44
1.4. Модель для анализа паттернов 45
1.4.1. Геометрия спиральной решетки 45
1.4.2. Математическая головоломка 47
1.5. Задачи 49

ГЛАВА 2. **Основная теорема и ее приложения** 52
2.1. Краеугольный камень филлотаксиса: экскурс в историю . . . 52
2.2. Предварительные замечания к теореме 55
2.2.1. Видимые встречные парастихийные пары и угол Фибоначчи 55
2.2.2. Филлотаксисные дроби, связанные с углом Фибоначчи 55
2.3. Основная теорема филлотаксиса 58
2.3.1. Различные формулировки теоремы 58
2.3.2. Полезные алгоритмы, связывающие d и (m, n) 60
2.4. Объяснение спиромоностихии в *Costus* и *Tapeinochilus* 63
2.5. Приближенная формула Бравэ 65
2.5.1. Цилиндрическая решетка 65
2.5.2. Вывод формулы 66
2.6. Задачи 68

ГЛАВА 3. **Иерархическое управление в филлотаксисе** 70
3.1. Теория удвоений Лестибудуа – Болле 70
3.2. Теломная теория Циммермана 75
3.2.1. Первичные наземные растения 75
3.2.2. Предки наземных растений 76
3.2.3. Сосудистый филлотаксис 80
3.3. Перенос веществ в растениях 83
3.4. Моделируемые иерархии 85
3.4.1. Модель Ван дер Линдена 85
3.4.2. Фрактальный принцип филлотаксиса 91
3.5. Иерархическое представление филлотаксиса 92
3.5.1. Иерархии с простыми и двойными узлами 92
3.5.2. Матрицы роста, L-системы и иерархии Фибоначчи . . 94
3.6. Задачи 98

ГЛАВА 4. **Модель аллометрического типа в филлотаксисе** 102
4.1. Дифференциальный рост в апексе растения 102
4.2. Модель 103
4.2.1. Построение модели 103
4.2.2. Интерпретация модели 106
4.3. Обобщенная формула Коксетера 109
4.4. Вывод филлотаксисного индекса Ричардса 110
4.5. Таблица определения паттернов 112
4.6. Размер апекса и филлотаксис системы 114
4.6.1. Объемное отношение Черча 114

4.6.2. Отношение площадей Ричардса 117
4.6.3. Пластохрон P 119
4.7. Задачи 120

Глава 5. **Практическое распознавание паттернов** 124
5.1. Значение теоретического моделирования 124
5.2. Приложения модели аллометрического типа 126
5.2.1. Линейные соотношения в расширяющемся апексе . . . 126
5.2.2. Филлотаксис *Silene* как функция температуры 128
5.3. Теоретическое определение пластохронного отношения . . . 129
5.3.1. Различные варианты моделей 129
5.3.2. Преимущества модели аллометрического типа 131
5.4. Оценка филлотаксисных паттернов 132
5.4.1. Метод Максимовича – Эриксона 132
5.4.2. Первый метод, использующий таблицу определения паттернов 134
5.4.3. Оценка филлотаксисных паттернов *Proserpinaca* и *Xanthium* 135
5.5. Другие варианты применения таблицы определения паттернов 136
5.5.1. Практические ограничения филлотаксисного индекса Ричардса 136
5.5.2. Второй метод, использующий таблицу определения паттернов 137
5.5.3. Оценка филлотаксисных паттернов *Chrysanthemum* и *Linum* 138
5.6. Трудности, связанные с распознаванием паттернов 140
5.6.1. Сбор данных и нормальные кривые Фуджиты 140
5.6.2. Интерпретация специфических решеток 142
5.6.3. Интерпретация филлотаксисных дробей 146

Заключение 149

ЧАСТЬ II. ОБРАЗОВАНИЕ ПАТТЕРНОВ: КЛЮЧ К ЗАГАДКАМ 151

Введение 153

Глава 6. **Объяснительная модель** 158
6.1. Необходимость определения энтропийных мер 158
6.1.1. Основополагающее понятие 158
6.1.2. Филлотаксисная энтропия 159

6.2. Сравнение динамического и статического подходов 163
6.2.1. Принцип минимального производства энтропии 163
6.2.2. Частные понятия ритма 164
6.2.3. Оптимальные конструкции 166
6.3. Результаты и прогнозы 170
6.3.1. Возможные и невозможные паттерны 170
6.3.2. Многопарные системы 173
6.4. Побочные продукты и приложения 176

ГЛАВА 7. **Испытание объяснительной модели** 178
7.1. Количественные данные наблюдений 178
7.2. Данные относительно частот появления паттернов 180
7.3. Аберрантные спиральные паттерны 183
7.3.1. Проблематичные паттерны 183
7.3.2. Последовательность $2\langle 6, 13, 19, 32, \ldots\rangle$ 185
7.3.3. Последовательность $\langle 3, 14, 17, 31, 48, \ldots\rangle$ 186
7.3.4. Последовательность $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots\rangle$ 187
7.3.5. Последовательность $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \ldots\rangle$ 188
7.4. Обсуждение выводов 189
7.4.1. Сбор и обработка данных 189
7.4.2. Частотность паттерна $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$ 189
7.4.3. Относительная частота появления последовательностей $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots\rangle$ и $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$ 189
7.4.4. Недостаточность имеющихся данных 191
7.4.5. Замечания по методологии 192

ГЛАВА 8. **Объяснительная модель и кольцевые паттерны** 194
8.1. Мультимерные паттерны 194
8.2. Предварительные соотношения среди паттернов 195
8.2.1. Мультимерия и многопарность 195
8.2.2. Ложные кольца Шоута 196
8.3. Переходы между паттернами 197
8.3.1. Непрерывные и прерывные переходы — естественные и индуцированные 197
8.3.2. Механизм перехода 199
8.4. Примитивность спиральности 201
8.4.1. Эволюционные уровни образования паттернов 201
8.4.2. Методологические предпосылки моделирования 203
8.5. Основные соотношения среди паттернов 204
8.5.1. Первая гипотеза: образование чередующейся мультимерии из многопарных нормальных систем с $t = 2$ . . 204

8.5.2. Вторая гипотеза: происхождение чередующейся мультимерии из аномальных систем 206
8.5.3. Совмещенные кольца — нормальные многопарные системы 207
8.5.4. Замечания относительно модели и существования прогнозируемых паттернов 207
8.6. Прогностические и объяснительные качества модели 209
8.6.1. Анализ филлотаксиса *Dipsacus* 209
8.6.2. Взаимосвязь с другими моделями 214
8.6.3. Нарушенные паттерны 216

Глава 9. **Схожесть и различие моделей** 220
9.1. Основная морфология филлотаксисных паттернов 220
9.1.1. Эффективность упаковки. Замечательные числа 220
9.1.2. Самоподобие 224
9.2. Построение τ-модели 227
9.2.1. Расстояния на филлотаксисной аллометрической линии 227
9.2.2. Принципы минимальности 228
9.3. Упорядочение замечательных чисел 229
9.4. τ-модель и объяснительная модель 230
9.5. Энтропийная модель Марзека и диффузионная модель Торнли 233
9.5.1. Филлотаксис как рассеивающая структура 233
9.5.2. Соотношения между двумя энтропийными моделями филлотаксиса 234
9.5.3. Порядок очередности в филлотаксисных системах . . 235
9.6. Модель контактного давления Адлера 236
9.6.1. Максиминный принцип и его следствия 236
9.6.2. Сравнение максиминного принципа Адлера с условием минимальности τ-модели 237
9.7. Априорные спиральные паттерны Фуджиты 238

Заключение 241

ЧАСТЬ III. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФИЛЛОТАКСИСНЫХ ПАТТЕРНОВ 243

Введение 245

ГЛАВА 10. **Экзотический филлотаксис** 247
10.1. Из истории предмета 247
10.2. Псевдофиллотаксисные паттерны 249
10.2.1. Псевдофиллотаксисные паттерны в биологии 249
10.2.2. Псевдофиллотаксисные паттерны в цилиндрических кристаллах 251
10.3. Структура полипептидных цепочек 252
10.3.1. Кристаллография белка и системное исследование . . 252
10.3.2. Математический анализ белковых решеток и прогнозы 257
10.4. Обобщенная кристаллография 260
10.4.1. Элементарная ячейка кристалла 260
10.4.2. Пересмотренные понятия мультимерии, многопарности и переходов 262
10.4.3. Маргаритка: живой кристалл 265
10.4.4. Минимальные затраты энергии на регулярные переходы 267

ГЛАВА 11. **Морфогенетический параллелизм и теория автоэволюции** 269
11.1. Общая сравнительная морфология 269
11.2. Изоморфизмы филлотаксисных паттернов 271
11.2.1. Минералы, животные и артефакты 271
11.2.2. Коллоидные кристаллы, квазикристаллы и полимеры . 272
11.2.3. Свойства пространства и времени 277
11.3. Филлотаксисный изофункционализм 279
11.3.1. Процессы ветвления 279
11.3.2. Гномонический рост 281
11.4. Уровни организации и слои моделей 285
11.5. Универсальная методология изучения филлотаксиса 288
11.5.1. Принципы теории автоэволюции 288
11.5.2. Теория автоэволюции и неодарвинизм 289

ГЛАВА 12. **Новые направления поиска** 292
12.1. Ранние неудовлетворительные гипотезы 292
12.1.1. Химические гипотезы 292
12.1.2. Физические гипотезы 294
12.2. Обоснованные модели 297
12.2.1. Свет и вода 297
12.2.2. Линии силового поля и энергии 300
12.3. Синергия и системные исследования 302
12.3.1. Пирамида моделей 302
12.3.2. Биологический и математический филлотаксис 304

12.3.3. Системный филлотаксис 305
12.3.4. Филлотаксис, магнитные поля и сверхпроводники . . . 306
12.4. В части заключено целое 309
12.4.1. Спиральность и ветвление 309
12.4.2. Добиологические и современные объекты 310
12.4.3. Мультидисциплинарная задача 312

Заключение 314

ЧАСТЬ IV. ПРИЛОЖЕНИЯ 317

Введение 319

Приложение 1. **Глоссарий** 321

Приложение 2. **Ответы к задачам** 337

Приложение 3. **Вопросы для повторения** 346

Приложение 4. **Основные свойства филлотаксисных решеток** . . 352
П4.1. Филлотаксис и последовательности Фарея 352
П4.2. Видимые парастихийные пары 355
П4.3. Примеры и алгоритмы 358

Приложение 5. **Модель Уильямса – Бриттэйна** 361
П5.1. Алгоритм модели 361
П5.2. Результаты 364

Приложение 6. **Интерпретация филлотаксисных гистограмм Фуджиты** 366

Приложение 7. **L-системы, теория Перрона – Фробениуса и рост нитевидных организмов** 370
П7.1. Предварительные замечания 370
П7.2. Теоремы и приложения к ним 372

Приложение 8. **Теория формирования предпаттернов Мейнхардта – Гирера** 375

Приложение 9. **Гиперболические преобразования цилиндрической решетки** 379

Литература 382

Именной указатель 446

Предметный указатель 453

Предисловие к русскому изданию

В биологии давно ведется поиск и изучение феноменов структуризации живых тел, которые способны дать информацию о фундаментальных принципах организации живого вещества на разных уровнях и ветвях биологической эволюции. Подобные феномены исключительно важны для построения теоретической и математической биологии.

Эта книга посвящена одному из самых известных и красивых явлений такого типа, поддающемуся математической формализации. Речь идет о биологическом феномене филлотаксиса (листорасположения), описание закономерностей которого связано с числами Фибоначчи и золотым сечением («божественной пропорцией»). Интерес науки к нему виден из того факта, что за последние два столетия ему посвящены тысячи публикаций ученых из многих стран. Факт его существования и его особенности используются в горячих дискуссиях о природе и эволюции живого вещества, а также в перспективных прикладных исследованиях. Его значение возрастает в связи с достижениями молекулярной генетики, открывшей в прошлом веке единство молекулярно-генетических основ всех живых организмов. Данное открытие с новой остротой подняло вопрос о единстве живого вещества и возможных универсальных механизмах его самоорганизации, которые могут быть выражены языком математики. Знание феномена филлотаксиса представляется обязательным для представителей биологии и смежных наук и желательным для каждого культурного человека.

Однако число публикаций по филлотаксису столь велико, что для углубленного знакомства с результатами исследований необходим обобщающий труд, содержащий аналитический обзор сотен основных статей и монографий. Именно таковым является книга, русское издание которой предлагается вниманию широкого круга читателей от учащейся молодежи и многочисленных любителей биологии до профессионалов теоретической и математической биологии, биофизики, биомеханики и т. п.

Данная книга написана ученым, влюбленным в загадки живого вещества и посвятившим многие десятилетия своей жизни исследованиям филлотаксиса. Это Роджер В. Джан, профессор математики Университета провинции Квебек в г. Римуски (Канада) и одновременно сотрудник Исследовательского института биологии растений Монреальского университета,

а также Монреальского ботанического сада. Свои ученые степени в области математики он получил в Монреальском и Парижском университетах. Р. Джан состоит членом многих международных научных организаций и обществ, а также редакционных коллегий научных журналов, издаваемых в Индии, Венгрии и Германии. Автор книги является исполнительным редактором «Журнала биологических систем» («Journal of Biological Systems») и редактором ряда научных изданий в серии «Математическая биология и медицина» издательства «World Scientific». Предыдущие монографии Р. В. Джана были опубликованы издательствами: «Masson et Cie» в Париже (1983 г.); «Wiley-Interscience» (1984 г.; затем эта монография была переведена на китайский язык и опубликована в Пекине в 1990 г.); «Cambridge University Press» (выпустившего в 1994 году английский оригинал настоящего русского издания) и др. Профессор Р. В. Джан является также редактором и соавтором многих книг и десятков статей в ведущих международных изданиях по биологической математике. Награжден в 1992 году Премией им. Германа Вейля от Академии Творчества (Москва), а в 1993 году — Премией им. Николаса Рашевского от Латиноамериканского общества биоматематики (Буэнос-Айрес). Его имя включено в международные справочники «Men of Achievements», «Personalities of America» и «Who's Who in Science and Technology».

Данная книга имеет много достоинств. По ней можно познакомиться с историей изучения филлотаксиса, богатой именами и фактами. Например, здесь неоднократно цитируется замечательный отечественный ученый Сергей Викторович Мейен, один из крупнейших знатоков в области биологического морфогенеза. Для многих эта книга может стать необходимым настольным справочником по теоретическому и экспериментальному исследованию филлотаксиса, включающим около 1000 системно проанализированных основных публикаций. Кроме того, она содержит важные результаты собственных многолетних теоретических исканий Р. В. Джана в данной области, которые будут использоваться многими учеными последующих поколений. По существу, книга суммирует его научный вклад в эту область по состоянию на 1994 год, включая две результативные тематические модели, которые вызвали значительный интерес. Стремление Р. В. Джана осмыслить анализируемое природное явление с самых разных точек зрения, предоставляемых современной наукой, дополнительно повышает ценность этой неординарной книги. Ее переводчик и редактор постарались в русском издании максимально сохранить авторские термины и стиль изложения.

Наука быстро прогрессирует. К моменту русского издания появился ряд новых фактов, которые не были известны во время написания книги. К ним относятся, например, данные о возможной связи явлений филло-

таксиса (вместе с феноменами реализации золотого сечения в физиологических системах) со структурными особенностями системы генетического кодирования. Некоторые из них получены автором книги и его сотрудниками. Следует упомянуть объемную коллективную работу «Symmetry in plants» («Симметрия в растениях»), которая была инициирована Р. В. Джаном и издана под его руководством в 1998 году издательством «World Scientific Publishing»; она объединила в этой области усилия 44 современных исследователей из 14 стран при тщательной экспертизе. По договоренности с автором настоящего издания его научный редактор дополнительно обращает внимание читателей на свои собственные публикации о связи золотого сечения с матричными структурами генетического кода: 1) S. V. Petoukhov. Genetic codes I: binary sub-alphabets, bi-simmetric matrices and golden section. \\ Symmetry: Culture and Science, V .12, № 3–4. — p. 255–274; 2) С. В. Петухов. Симметрии в биологии \\ приложение к третьему изданию книги: А. В. Шубников, В. А. Копцик. Симметрия в науке и искусстве. — М.: Институт компьютерных исследований, 2004. — с. 489–546; 3) С. В. Петухов. Метафизические аспекты матричного представления системы генетического кодирования. \\ Вопросы метафизики (под ред. Ю. С. Владимирова). — М.: Бином, 2005. — с. 95–115. Эта выявленная связь позволяет дать новое, генетико-матричное определение золотого сечения через параметры генетического кода.

Автору данного предисловия довелось в 1988 году провести несколько дней в гостеприимном доме Р. В. Джана и его жены Сесили в Канаде во время зарубежной стажировки от Академии наук СССР. Эти дни прошли в запоминающихся беседах о проблемах теоретической биологии, загадках морфогенеза вообще и филлотаксиса в частности, а также в путешествиях по Квебеку. Остроумие и доброжелательность этой замечательной семьи, увлеченность ее главы биологической математикой удивительно украсили данный визит. Прилагаемая фотография Роджера В. Джана, обладателя роскошных мушкетерских усов, дает определенное представление об этом замечательном красивом человеке с французскими корнями, «д'Артаньяне от науки».

Д.ф.-м.н., лауреат Государственной премии СССР,
Председатель ученого совета «Международной
ассоциации симметрии»
(http://us.geocities.com/symmetrion/)
С. В. Петухов

Благодарности

Я выражаю свою благодарность Джону Палмеру (фитофизиолог факультета экспериментальной ботаники, Университет Нового Южного Уэльса, Австралия), Ролфу Сэттлеру (фитоморфолог факультета биологии, Университет МакГилл, Монреаль), а также Иоахиму Виту (фитоморфолог Исследовательского института биологии растений Монреальского университета). Надеюсь, что я должным образом учел их продуктивные замечания к рукописи этой книги. Большое спасибо команде отдела компьютерной графики Университета провинции Квебек в Римуски за их помощь в обработке некоторых рисунков; моему студенту Мартину Худу за высокое качество иллюстраций; Франсин Беланжер, сотруднице университетской библиотеки; и больше всего — Марсель Мартин, также работающей в библиотеке, за ее компетентную помощь в течение долгих лет. Также хочется поблагодарить персонал издательства Кембриджского университета, и в особенности Лорен Каулз, редактора по математике и информатике, Джанет Полата, помощника редактора, и Софию Прибыльски, редактора по выпуску. Работа автора финансируется Грантом A6240 Канадского национального совета научных и технических исследований.

Предисловие автора

1. Предмет и задачи книги

Книга посвящена интереснейшему разделу в морфогенезе растений — **филлотаксису**. Среди различных отраслей ботаники филлотаксис нередко считается самым поразительным феноменом и сложнейшей областью исследования, порождающей наиболее трудные вопросы. Филлотаксис изучает симметричные и асимметричные структуры, образуемые органами и частями органов растений, их происхождение и функции в окружающей среде. Эти структуры называются **филлотаксисными паттернами**, а образующие их элементы, в начальной фазе развития, — **примордиями**. Примордии различаются числом, размером, расположением, скоростью формирования и формой, что определяет значительное разнообразие филлотаксисных паттернов.

И все же феномен филлотаксиса прост, поскольку все филлотаксисные системы со спиральной структурой организованы по последовательностям типа Фибоначчи, образуемым по правилу, в соответствии с которым каждый член последовательности является суммой двух предыдущих, как в последовательности Фибоначчи $\langle 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots \rangle$.

Коксетер в своей широко известной работе по филлотаксису [128] называет присутствие чисел Фибоначчи в ботанике «поразительно распространенной закономерностью», а Кук — «законом Виснера» [123]. Распространенность чисел Фибоначчи в филлотаксисных паттернах часто называют «мистикой филлотаксиса» или «пугалом ботаников». Подобные паттерны Фибоначчи — одно из наиболее необъяснимых проявлений жизнедеятельности апикальных меристем, почек и побегов.

Их изучение породило новые идеи и стимулировало значительный прогресс научного знания о строении вегетативных побегов и репродуктивных систем растений. Бóльшая часть этого знания интуитивна и основывается на индукции. В связи с этим необходимы гипотетически-дедуктивные построения, теоретические модели и методы, которые могут послужить ориентирами для ботаников и экспериментаторов.

Уордлоу [865] определил **апекс растения** как «*динамическую* **геометрическую** *систему, обладающую* **биологической** *организацией*». Таким об-

разом, апекс представляет интерес как для математика, так и для биолога. Одна из задач, решаемых в этой книге, — показать, что филлотаксис является межпредметной дисциплиной.

История **наблюдательного филлотаксиса** восходит к Шарлю Бонне (1754), Иоганну Кеплеру (1571–1639), который наблюдал закономерное «стремление» растений к числу 5, и даже к Леонардо да Винчи (1452–1519), который предвосхитил результаты наблюдений Бонне [67] относительно спирального расположения листьев. **Математический филлотаксис** берет начало в первой половине девятнадцатого века и связан с именами таких первооткрывателей, как Браун (1831) [71], Шимпер (1836) [719], Огюст и Луи Бравэ (1837) [75], Лестибудуа (1848) [460].

История показывает, что многие математические и ботанические аспекты филлотаксиса едва ли когда-либо рассматривались в совокупности. В связи с этим, необходимо заполнить недопустимые пробелы, существующие в наших разрозненных знаниях о филлотаксисе, и объяснить, чем определяется наблюдаемая закономерность, — с привлечением математического моделирования, основанного на данных экспериментальных, анатомических, клеточных, физиологических и палеонтологических наблюдений.

В этой книге я предлагаю подходы к формальному анализу данных ботаники и ясно показываю, что математическое моделирование учитывает не только эмпирическую информацию, но также и факторы, вызывающие этот феномен. Филлотаксис нельзя более рассматривать как научную диковинку, рождающую всевозможные догадки и гипотезы. Настоящая монография показывает, что среди основных направлений математической биологии и морфогенеза растений филлотаксис является ключевой дисциплиной.

Книга подчеркивает важность системного подхода к филлотаксису, при котором ранние концепции могли бы гармонично занять надлежащее им место. В книге предлагается **единая концепция филлотаксиса**, включающая его филетический, онтогенетический и функциональный аспекты. Филетический аспект рассматривает проблемы происхождения филлотаксисных паттернов и морфогенетического параллелизма. Функциональный аспект включает телеологический и объяснительный подходы (например, эффективность упаковки, самоподобие (раздел 9.1), композиционную иерархию (раздел 11.4) и энтропийную модель (глава 6)), а также изучает паттерны растений в окружающей их среде. Онтогенетический подход привлекается наиболее часто, так как используется в механистической модели на уровне апекса растений.

В первой части книги показано, как описывать и характеризовать филлотаксисные паттерны при распознавании их на практике. В ней описывается методика **распознавания паттернов** и предлагается модель, которая

позволяет осуществлять это легко и с достаточной точностью. Глава 1 знакомит читателей с феноменом филлотаксиса. Описаны два важнейших инструмента распознавания паттернов: основная теорема филлотаксиса (глава 2) и таблица определения паттернов (глава 5). Во второй части книги я, используя математическое моделирование, знакомлю читателей с проблемой **образования филлотаксисных паттернов**, а также описываю модель и теорию филлотаксиса. Это системная и эволюционная теория, в которой взаимодействуют **сравнительная морфология** и морфогенетический параллелизм, представленные в третьей части книги, в которой также разрабатывается основополагающая теория функций и **происхождения филлотаксисных паттернов**. Четвертая часть книги содержит некоторые темы, которые рассматриваются обособленно.

2. Загадка происхождения филлотаксисных паттернов

Вопросу истоков филлотаксиса придается основное значение в этой книге, которая подробно и углубленно изучает основы филлотаксиса, базирующиеся на физико-химическом фундаменте вселенной. Ученые-редукционисты девятнадцатого и двадцатого веков, изучая природные явления, разбивали их на отдельные группы. Как следствие, исследования в области филлотаксиса, главным образом, сводятся к онтогенетическому и механистическому подходам.

Само слово филлотаксис (от греческого *phullon* — лист и *taxis* — расположение) буквально означает «изучение расположения листьев» и выглядит весьма ограниченным. Оно не показывает ни широты охватываемой им области, ни необходимости постичь основные закономерности, способные давать ответ на существующие вопросы, при помощи удобного и универсального алгоритма. Книга показывает, что филетический и синтетический взгляды на феномен филлотаксиса, который рассматривается как часть окружающей среды, могут открыть важнейшие пути к его пониманию.

Научный филлотаксис зародился как отрасль ботаники, когда натуралисты попытались разработать методику описания недавно замеченной регулярности в расположении листьев на стеблях. С тех пор описание филлотаксиса достигло значительной степени наглядности, как, например, представленная Прусинкевичем и Линденмайером [618] репродукция красочных и очень реалистичных подсолнухов, полученная с использованием L-систем и компьютерной графики.

Но «подражание природе» не означает «понимание природы». Поэтому книга подчеркивает необходимость создания системных моделей, учитыва-

ющих все накопленные за последние 170 лет данные об этом феномене, которые помогут устанавливать причинные связи и источники процессов, делать прогнозы и развивать потенциал для практической реализации знаний.

Филлотаксис интенсивно изучался в течение последних двадцати лет; кристаллографы внедрились в эту область, а ботаники стали использовать кристаллографические термины для описания предмета. Открытие квазикристаллов в 1984 году показало, что пятикратная симметрия, в особенности характерная для филлотаксисных паттернов, имеет, вопреки бытующему мнению, неорганическую природу. Можно сказать, что зоны переходов, наблюдаемые в цветах обыкновенной маргаритки, в которых видно, как филлотаксис возрастает от одной пары чисел Фибоначчи к следующей, имеют квазикристаллическую природу.

Паттерны, образуемые почками и органами растений, встречаются в определенном количестве в других биологических и физических явлениях. Третья часть книги показывает, что псевдофиллотаксисные паттерны обнаруживаются в других областях научного знания, в частности, в молекулярной биологии. Такие паттерны встречаются в структурах полимеров, вирусов, медуз, белков, резонирующих металлических пластин и даже облачных полос во время урагана. Они указывают на необходимость пересмотра ботанической концепции филлотаксиса, с возможностью последующего математического моделирования этого феномена.

Слово «*системное*» в названии этой книги должно отразить тот факт, что общая сравнительная морфология, которая включает биологическую сравнительную морфологию, может пролить свет на понимание фундаментальных закономерностей и организации филлотаксиса. Несмотря на нежелание сравнивать между собой структуры разной химической природы, мы будем вынуждены прийти к выводу, что объекты, имеющие общую структуру, отражают действие общего принципа. Попытка объяснить конкретную структуру, обращаясь только к одному контексту, ботаническому или какому-либо другому, выглядит нелогичной. Процесс объяснения структуры — в частности, филлотаксисных паттернов — превращается в системный поиск.

Разработанная мною теория филлотаксиса объединяет подходы пяти теорий, которые были предложены морфологами, ботаниками, палеонтологами и генетиками. Имеются в виду следующие теории: <эволюционная теория Черча; закон удвоения и линий индукции Лестибудуа – Болле; теломная теория Циммермана о происхождении наземных растений; морфогенетический параллелизм Мейена (или номотетика, согласно которой межвидовые сравнения вызовут революцию в биологии), и, наконец, все еще спорная, но

необычайно захватывающая теория автоэволюции Лима-де-Фарии. Они рассматривают проблему с пяти различных сторон, что может помочь раскрыть тайны происхождения филлотаксиса. Объединение этих теорий в единую методологическую систему само по себе беспрецедентно.

3. Уровень представления материала

Я согласен с биологами, которые высказывают мнение, что математические книги по биологии часто оторваны от основных биологических процессов, и, таким образом, представляют относительно малый интерес для биологов. Такая позиция вполне оправдана, и поэтому желательно, чтобы биологи сами предлагали математические теории, с которыми им было бы удобно работать. Очень хороший пример — теория L-систем, разработанная ботаником. Точка зрения, принятая в этой книге, состоит в том, что математические выводы являются инструментами, способными дать лучшее объяснение биологических явлений. Поскольку монография является во многом биоматематической, математики и ботаники должны быть знакомы с употребляемыми в ней терминами.

Благодаря тому, что филлотаксис развился в мультидисциплинарную область научных исследований, стиль описания предполагает широкий круг возможных читателей. Следовательно, книга не требует никакой специальной подготовки, только общий интерес к математике и ботанике. Читателю, не знакомому с излагаемым материалом, даются необходимые разъяснения, особенно подробные в главах 1 и 2, в которых изложение материала ведется последовательно, и предлагаются простые задачи, решения к которым находятся в приложении 2.

Глава 2 содержит наглядное представление самой важной теоремы филлотаксиса, которую я назвал **основной теоремой филлотаксиса**. Учитывая, что некоторые трудности усвоения предмета связаны с незнанием специальных терминов, используемых для его описания, их определению уделялось особое внимание; книга также содержит обширный глоссарий (приложение 1).

Хотя эта книга может быть полезна и в качестве вводного пособия по филлотаксису, в то же самое время она представляет собой современный учебник, адресованный всем тем, кто работает в данной предметной области. Книга показывает статус предмета и основной ракурс, в котором его следует рассматривать. В списке литературы представлен обширный перечень авторов и их работ, берущих начало с 1830-х годов. Список будет особенно полезен для новичка, желающего глубже изучить данную дисци-

плину. Данная монография может стать настольной книгой при обучении этому удивительному предмету, и она также будет полезным руководством для консультантов и аспирантов, работающих в области ботанических наук.

Первые две главы, в частности, могут использоваться для обновления в целом очень устаревшей программы преподавания филлотаксиса на базовых университетских курсах ботаники и обычно рудиментарного представления предмета в передовых учебниках по ботанике. Эта монография также предназначается для преподавания филлотаксиса студентам-математикам.

4. Основные труды по филлотаксису

Как показывают библиографические ссылки, тема филлотаксиса затрагивалась в научных изданиях довольно часто, но среди опубликованных материалов удивительно мало книг и нет по-настоящему оригинальных текстов. И даже среди этих книг лишь немногие содержат отдельную главу о филлотаксисе. Если оценивать данные работы в хронологическом порядке их публикации, можно сказать, что книга Швенднера (1878) [742] является устаревшей и может быть интересна, прежде всего, историку. Книга Ван Итерсона (1907) [355] также представляет чисто исторический интерес, за исключением того, что его исследования упаковки сфер на цилиндрах все еще используются в наше время. Классическая и новаторская книга Д. У. Томпсона по общей биоматематике [815], изданная в 1917 и переизданная дважды, включает главу по филлотаксису, но с уже устаревшими данными и даже с ошибками.

Черч [114, 116] и Ричардс [635, 636] — известные передовые авторы, усилия которых значительно повлияли на развитие филлотаксиса. Труды Черча игнорировались в течение многих десятилетий, и я горд тем, что воскрешаю их. Работы Черча главным образом упоминаются в главах 3 и 8 этой монографии. Его книги — ценные источники ботанической информации, золотые россыпи иллюстраций филлотаксисных паттернов и первостепенные труды, которые обращаются к фундаментальным изданиям.

Монографии Ричардса также сохраняют свое научное значение. Ричардс знаменит внедрением математической обработки описательного филлотаксиса в центрическое представление. Некоторые из его достижений описываются в главе 4 и выводятся из более общего подхода Джана. Глава 5 сравнивает таблицу определения паттернов Джана с известным филлотаксисным индексом Ричардса.

Труды, посвященные экспериментальным, анатомическим и физиологическим аспектам филлотаксиса, представлены компиляцией Катте-

ра (1965) [147], несколькими общими монографиями Уордлоу (например, 1965 [865, 866], где филлотаксису уделяется несколько глав), и книгой Луазо (1969) [480]. Последняя главным образом сосредоточена на спорной (за пределами Франции) работе Плантефола, в которой математика исключена из предмета исследования.

Книга Уильямса (1975) [894] содержит превосходные иллюстрации. Она почти полностью ограничивается данными наблюдений с кратким обсуждением теории. «Фитоматематика» Джана (1978) [360] — наглядное введение в филлотаксис, преподнесенный как объект всеобщего восхищения, и представляющая широкий обзор литературы по данному предмету. Более современная литература предлагает набор отдельных тем по предмету, в виде статей или книг, написанных коллективом авторов, таких как произведения Эриксона (1983) [201], Швабе (1984) [740], Торнли и Джонсона (1990) [822]. Общий недостаток этих изданий — чрезмерная избирательность библиографических источников.

Ряд трудов по филлотаксису, изданных до 1983 года, впервые в полном объеме упоминается в книге Джана (1983) [375]. Переработанная английская версия [378] была переведена на китайский в 1990 году. В частности, в ней придается большое значение работе Адлера. В его модели широко используются непрерывные дроби — метод, почти не упоминающийся в данной монографии. Одна из причин — то, что для изучения цилиндрических решеток на описательном уровне существуют более прямые и эффективные алгоритмы (глава 2). Данную книгу можно представить как выставку идей, собранных по всему миру.

Разработанные автором модели, его системный подход, а также теория филлотаксиса составляют основную нить нашего повествования. По мере его развития, в нее гармонично вплетаются работы других исследователей. Таким образом, книга объединяет труды, изданные до 1983 года, и в особенности те, которые можно считать современными вехами в истории математического филлотаксиса: труды Коксетера [129], Адлера [2, 4], Торнли [817], Ридли [644], а также Марзека и Каппраффа [515]. Книга также описывает все новые наработки, появившиеся после 1983 года, включая работы кристаллографов и ботаников, использующих кристаллографические методы (главы 9 и 10).

Книга приводит описание метода (глава 5), использованного Эриксоном [201] и его сотрудниками для расчета филлотаксисных паттернов, а также показывает точность, надежность и простоту метода Джана [388], основанного на модели аллометрического типа [373], сущность которой изложена в главе 4. Глава 9 показывает сходство моделей Адлера [4] и Марзека [514] с недавно разработанной моделью Джана, названной τ-моде-

лью [397]. Глава 12 описывает псевдосистемные подходы, такие как методика Никласа [565], где при компьютерном моделировании паттернов учитываются различные параметры, которые могут повлиять на степень поглощения света листьями; методика Грина [269], согласно которой непосредственную причину появления филлотаксисных паттернов следует искать на оболочке (сравниваемой с резонирующей металлической пластинкой), вооружившись при этом концепциями минимальной поверхностной энергии; а также опыты Дуэди и Коудера [190], в которых роль примордиев растений играют капельки ферромагнитной жидкости в магнитном поле.

Приложение 5 посвящено модели Уильямса и Бриттэйна [895], которая вполне сочетается с моей таблицей определения паттернов, представленной в главе 5. В приложении 8 описывается алгоритм обработки уравнений диффузии Мейнхардта [533, 534], которые все еще представляют особый интерес для разработчиков моделей филлотаксиса. Недавно усовершенствованные методики применения уравнений диффузии в филлотаксисе, изложенные в работах Швабе и Клуэра [741], Чепмена и Перри [108], обсуждаются в главе 12.

Часть I

Распознавание паттернов

Введение

В основу неописуемого многообразия форм растений заложены математические константы; об этом знали многие выдающиеся мыслители, такие как Гете и Леонардо да Винчи. Но, однако, лишь только в первой половине девятнадцатого столетия натуралисты выработали последовательные методы описания филлотаксиса. В 1830-х гг. братья Луи и Огюст Бравэ представили первый метод математической обработки данного феномена, в настоящее время известный как цилиндрическое представление филлотаксиса (см. главу 2). Центрическое представление филлотаксиса, применявшееся позже Черчем и Ричардсом, упоминаемое также как спиральная решетка, описывается в главах 1 и 2.

Глава 1 дает элементарное **описание филлотаксиса**. Читатель научится распознавать филлотаксисные паттерны, познакомится с терминологией, параметрами и понятиями, употребляемыми в книге для их описания. Среди этих понятий мы встретим угол расхождения d, парастихийную пару (m, n) и пластохронное отношение R. Глава включает геометрическое описание спирального паттерна, образованного цветочками или семенами в соцветии подсолнуха, а также описание поперечного среза апикальных почек под микроскопом. К теореме главы 2, которая называется **основной теоремой филлотаксиса** и связывает параметры d и (m, n), будут даны частные формулировки и много вариантов ее приложений. Среди приложений мы встретим объяснение одного проблематичного паттерна, называемого спиромоностихой и наблюдаемого у *Costus* (глава 2), а также исследование белков (глава 10). Эта теорема отражает интересный взгляд на историческое развитие филлотаксиса (глава 2).

В главе 3 излагается разработанный Джаном [357] принцип **иерархического представления филлотаксиса**, на котором основывается объяснительная модель, представленная во второй части книги. Филлотаксисные иерархии, как будет показано далее, производятся с помощью L-систем и матриц роста. Теории Циммермана и Болле, упомянутые в предисловии, а также концепция переноса веществ в растениях обеспечивают некоторые из биологических основ иерархического представления и, кроме того, имеют формальные основы, например, во фракталах Херманта. Мы увидим,

что гномонический рост и ветвление являются важнейшими процессами филлотаксиса.

В главе 4 в цилиндрическом представлении выводится **модель аллометрического типа** и приводится методика ее применения для получения новых математических соотношений, таких как объемное отношение Черча B, отношение площадей Ричардса A и пластохрон P. Далее из этой модели будут выведены филлотаксисный индекс Ричардса (Р. I.), используемый ботаниками, и обобщенная формула Коксетера. Главная практическая польза модели — **таблица определения паттернов**, активно применяемая в главе 5; с ее помощью мы научимся характеризовать спиральные паттерны на практике. В этой главе также рассматриваются трудности, возникающие при практическом распознавании паттернов.

Первые три приложения четвертой части книги предназначены для более прочного уяснения понятий, сформулированных в части 1. Приложение 1 — безусловно, самый полный по сравнению с остальными **глоссарий** по филлотаксису; приложение 2 содержит **ответы к задачам**, приведенным в конце глав 1. . . 4; приложение 3 включает многочисленные **вопросы для повторения**. В приложении 4 развиваются математические выкладки из основной теоремы филлотаксиса (глава 2) и содержатся алгоритмы определения d по паре (m, n) и наоборот.

Глава 1
Центрическое представление

1.1. Парастихийные пары (m, n)

1.1.1. Паттерны растений

Формирование паттерна в организмах — один из наиболее распространенных феноменов, наблюдаемых в природе. Практически все животные и растения обладают симметрией, которая приводит к формированию паттернов. Как показывают наблюдения, большинство животных имеют двустороннюю симметрию, другие обладают радиальной симметрией. Для целого растения более свойственна радиальная симметрия, в то время как органы растения (например, листья) обычно показывают двустороннюю симметрию. Такие виды симметричного строения воспринимаются глазом как паттерны и обычно выглядят привлекательно и красиво. Паттерны проявляются на растениях во множестве форм: в расположении листьев или ветвей на стебле, в жилковании листьев, но особенно в цветках с их паттернами формы и цвета. Конечно, люди — не единственные существа на Земле, которые оценивают красоту этих паттернов; опыляющие насекомые привлекаются к цветам также с их помощью.

Несмотря на огромное разнообразие строения растений, существуют определенные паттерны, характерные для широкого диапазона видов растений. Такие паттерны можно увидеть невооруженным глазом, если рассматривать, например, кончики побегов или верхушки взрослых растений сверху, а также на ранней стадии развития — при помощи микроскопа (используя микрофотографии сканирующего электронного микроскопа), на срезах или препаратах апексов побегов. Яркий пример таких паттернов — спиральное расположение цветочков в соцветиях подсолнухов и маргариток.

В этой книге не рассматриваются все типы паттернов. Она ограничивается филлотаксисными паттернами и изучением **филлотаксиса**, центрального предмета в морфогенезе растений, исследующего расположение органов растений, таких как листья, прицветники, ветви, лепестки, цветочки

и чешуйки, в зачаточной стадии называемые примордиями. Как будет показано далее, филлотаксисные паттерны можно описать при помощи всего лишь нескольких математических констант и законов.

1.1.2. Кольцевые и спиральные паттерны

Какие паттерны расположения листьев обычно наблюдаются в природе? Встречающиеся в природе паттерны можно разделить на две большие категории — кольцевые и спиральные, — хотя они обе довольно тесно связаны между собой. У многих распространенных видов растений листья располагаются в виде **колец** вокруг стебля. Число n листьев в кольце изменяется от вида к виду, в пределах вида и даже может изменяться у одного экземпляра. *Equisetum* (хвощ лесной) — хороший пример данного феномена; в его кольцах n может изменяться от 6 до 20. Для кольцевых паттернов характерно, что листья в каждом отдельном узле, как правило, располагаются над промежутками между листьями в предыдущем узле, откуда произошел термин **чередующиеся кольца**. Когда листья во всех кольцах располагаются строго друг над другом, мы получаем **совмещенные кольца**, как у *Ruta* и *Primula*. Кольцевые паттерны называют также «мутовчатыми».

На поперечном срезе побегов последовательные кольца формируют концентрические окружности. На рис 1.1 изображена система чередующихся колец, в которых пять примордиев одного размера (формирующие кольцо) начинают расти в пяти промежутках между пятью немного большими, старшими примордиями, которые, в свою очередь, находятся в пяти предыдущих промежутках. Вариант с $n = 2$, называемый **перекрест**, представляет тот же принцип, но с двумя примордиями в кольце. Последовательные пары супротивных листьев (относительно центра апикальной почки) располагаются под прямым углом друг к другу.

В паттерне другого типа в каждом узле помещается единственный лист, и в таком случае лист в следующем узле повернут на 180° по отношению к предыдущему, таким образом образуя два вертикальных ряда листьев вдоль стебля. Такая структура, широко распространенная у травянистых растений, называется **двурядной**[1]. Великолепная веерная пальма показывает двурядное расположение листьев, когда все листья располагаются в одной

[1] В ботанике такое расположение листьев называется очередным или спиральным. Здесь нам было важно подчеркнуть именно чередование листьев (в противоположность суперпозиции, или совмщению), поэтому мы ввели термин «чередующееся расположение».

Обвивающая стебель растения «спираль» на которой очередью расположены листья, представляет собой винтовую линию. Спирали мы наблюдаем на плоских соцветиях, например, головок подсолнухов

вертикальной плоскости, а последовательно растущие листья чередуются по обеим сторонам центральной оси.

Наиболее распространенный паттерн — **спиральный паттерн** — также содержит единственный примордий в узле; но в этом случае можно проследить две группы или два семейства спиралей, закручивающихся вокруг стебля во встречных направлениях и пересекающихся друг с другом. В ботанической литературе такие спирали называют **парастихами**. Два семейства парастих образуют **парастихийную пару**. Они формируются, например, из листьев на многих растениях со стеблем цилиндрической формы.

Спирали, образуемые чешуйками на плоде ананаса, — другой пример спирального паттерна. Иногда они лучше заметны, если смотреть сверху, особенно у тех видов, которые имеют плотно расположенные листья или цветочки в соцветии (головке) сложноцветных растений, например, обыкновенной маргаритки. Когда мы смотрим на поперечные срезы апикальных почек побегов под микроскопом, мы видим картину поверхности первичных паттернов, которые позже расширяются или удлиняются. Виды поверхности спиральных апексов четко просматриваются на рис. 1.2 на макроскопическом уровне и на рис. 1.3 — на микроскопическом уровне.

1.1.3. Контактные парастихи

Как можно охарактеризовать спиральные паттерны? Мы можем начать с подсчета числа спиралей, видимых невооруженным глазом. Например, взглянув на поверхность плода обычного ананаса, довольно легко заметить чаще всего три семейства спиралей, образованных, как правило, чешуйками шестиугольной формы, находящимися в непосредственном контакте друг с другом.

Шестиугольники (чешуйки) имеют три пары противоположных сторон, которые определяют три направления, по которым чешуйки выстраиваются в ряд. Можно легко подсчитать числа x, y и z спиралей, закручивающихся в каждом направлении. В 1933 году член Гавайского общества, выпускавшего журнал «Пайнэппл Куортерли», проделал именно это. Он заметил, что числа x, y и z принимают соответствующие значения 5, 8 и 13, а для более крупных плодов — чаще значения 8, 13 и 21. Ни о каких исключениях не сообщается. Когда чешуйки плода ананаса имеют четырехугольную форму, образуются два направления, определяемые противоположными сторонами контактирующих чешуек и, следовательно, два семейства спиралей, но подсчет дает те же самые числа.

Наблюдения Дэйвиса (1971), проводимые на пальмах, показали, что число спиралей, образуемых черешками листьев на стволе, может быть

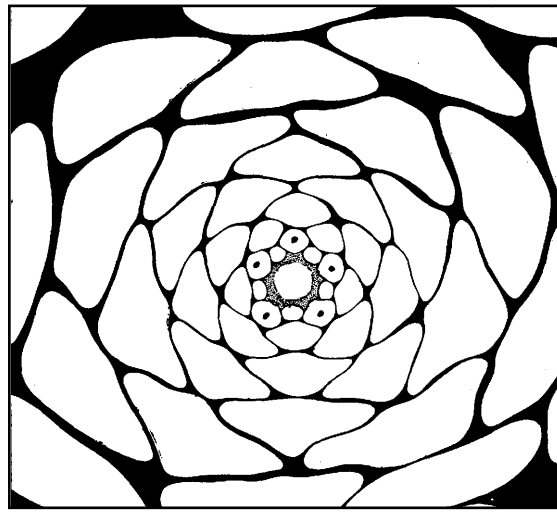


Рис. 1.1. Система чередующихся колец, наблюдаемая на поперечном срезе побега *Licopodium selago* (плауна-баранца); кольца образованы пятью листовыми примордиями. Точки в центрах пяти примордиев служат для обозначения второго от центра кольца. Примордии закладываются в центре побега и во время роста сдвигаются к периферии, одновременно увеличиваясь в размере. Такая система обозначается числами (5, 5). Встречаются экземпляры *Licopodium selago* с парастихийными парами (5, 6), (4, 5), (4, 4) и (3, 3) [114]

равно 2, 3, 5, 8, 13 или 21. Он утверждает, что в природе не существует видов с числом спиралей 4, 6, 7, 9, 11 или 12. Нормальное соцветие подсолнуха, диаметром 6 и более дюймов, часто будет образовано семейством из 34 парастих, закручивающихся в одном направлении, и семейством из 55 парастих, закручивающихся в другом направлении (см. рис. 1.2). В крупном соцветии можно насчитать 89 и 144 встречных спиралей; соцветия меньших размеров дают меньшие числа спиралей: соответственно, 21 и 34 или 13 и 21. Эти же числа встречаются в головке цветка маргаритки. Превосходными примерами являются также сосновые шишки. Подсчет спиралей на шишках показывает, что число спиралей, закручивающихся по направлению часовой стрелки, не равняется числу спиралей, закручивающихся против часовой стрелки. Обычные пары чисел спиралей, наблюдаемых на сосновых шишках — 5 и 8. На других шишках можно определить пары чисел 2 и 3 или 3 и 5.

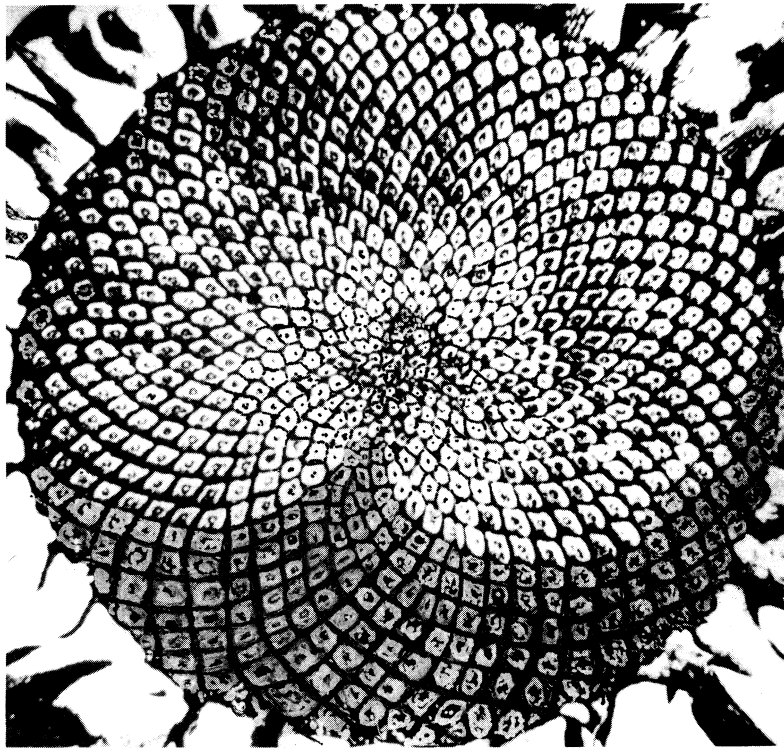
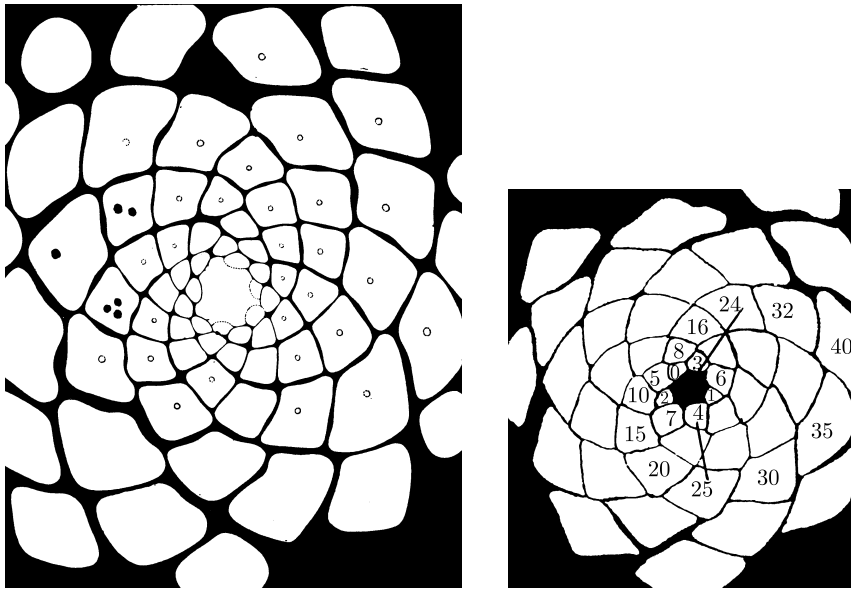


Рис. 1.2. Соцветие подсолнуха *Helianthus annuus*, с которого были удалены цветочки, чтобы показать четырехугольные семена, находящиеся в контакте друг с другом. Эти семена расположены в виде паттерна из двух семейств парастих, закручивающихся во встречных направлениях (контактная парастихийная пара), с числами парастих во внешней части соцветия 34 и 55 соответственно. Часть семян была удалена, чтобы показать направление образуемых кривых. Числа парастих уменьшаются к центру, и пары сливаются в отдельные спирали [114]

Когда примордии находятся в непосредственном контакте (как на рис. 1.2 и 1.3), мы можем заметить определенным образом направленные спирали. Спирали, видимые глазом и обусловленные контактами или формой примордиев, называют **контактными парастихами**. Парастихи, закручивающиеся в одном направлении, образуют **семейство контактных**



1 2

Рис. 1.3. (1) Поперечный срез апикальной почки *Araucaria excelsa* (норфолкской сосны), на котором видны четырехугольные контактные листовые примордии. Черные точки на трех примордиях могут быть использованы для их нумерации по теореме Бравэ (см. далее). (2) Поперечный срез апикальной почки *Pinus pinea*, показывающий контактную парастихийную пару (5, 8), образованную по последовательности Фибоначчи (оба рисунка из [114])

парастих, а два таких семейства, закручивающихся во встречных направлениях относительно оси растения, называют **контактной парастихийной парой**. Парастиха (спираль) в семействе, содержащем n парастих, называется n**-парастихой**. На рис. 1.3(2) мы видим, соответственно, 5-парастихи и 8-парастихи. Парастихийная пара, образованная семейством из m спиралей одного направления и n спиралей другого, обозначается (m, n). Числа m и n называются вторичными числами пары. Так, например, шишка на рис. 1.3(1) имеет вторичные числа 7 и 11 и контактную парастихийную пару (7, 11).

1.2. Основные понятия

1.2.1. Видимые встречные парастихийные пары

Чтобы получить геометрическую схему спирального паттерна, необходимо отметить центры всех листьев, чешуек или примордиев. Эти центры — точки на пересечениях спиралей, изображенных на рис. 1.4, на котором представлен спиральный паттерн, содержащий во внешней части 13 спиралей одного направления и 21 спираль другого, встречного направления. В данном случае нельзя говорить о контактных парастихах, так как мы не видим форму контактирующих примордиев. Парастихийная пара (13, 21) называется **видимой встречной парастихийной парой**. Этот термин подразумевает не то, что парастихийная пара является «видимо встречной». Пара спиралей называется видимой встречной на основании простого факта, что в каждой точке пересечения двух встречных спиралей находится примордий (видимая точка), как показано на рис. 1.4.

Во внутренней области схемы, изображенной на рис. 1.4, можно увидеть видимую встречную парастихийную пару (8, 13) (мысленно соединяя точки с номерами 45, 37, 29, 21, 13 и 5, можно проследить одну из 8-ми спиралей; другая проходит через точки 50, 42, 34, ...). Через одни и те же точки можно провести множество других спиралей. Например, обратите внимание на то, что, соединяя точки с номерами, отличающимися на 8, во внешней области схемы, мы получаем 8 новых спиралей. Например, одна из них соединяет точки 120, 112, 104, 96, 88, 80, ..., другая — точки 117, 109, 101, 93, 85, 77, ... Эти 8 спиралей продолжают 8 спиралей, ранее отмеченных во внутренней области схемы. Поскольку они закручиваются во встречном направлении относительно 13 спиралей, изначально наблюдаемых во внешней области и продолжающихся во внутреннюю область, пара (8, 13) является второй видимой встречной парастихийной парой во внешней части системы. Эти пары являются встречными на основании того факта, что точки 8 и 13 около центра схемы находятся с разных сторон от отрезка PC, точно так же, как точки 13 и 21. Такой переход от пары (8, 13) к паре (21, 13) представляет собой феномен, называемый **возрастающим филлотаксисом**.

Как будет подчеркнуто в главе 2, несмотря на то, что имеется большое количество видимых встречных парастихийных пар, существует, как правило, только одна **явная парастихийная пара**. Явная парастихийная пара — это видимая встречная парастихийная пара, в которой γ — **угол пе-**

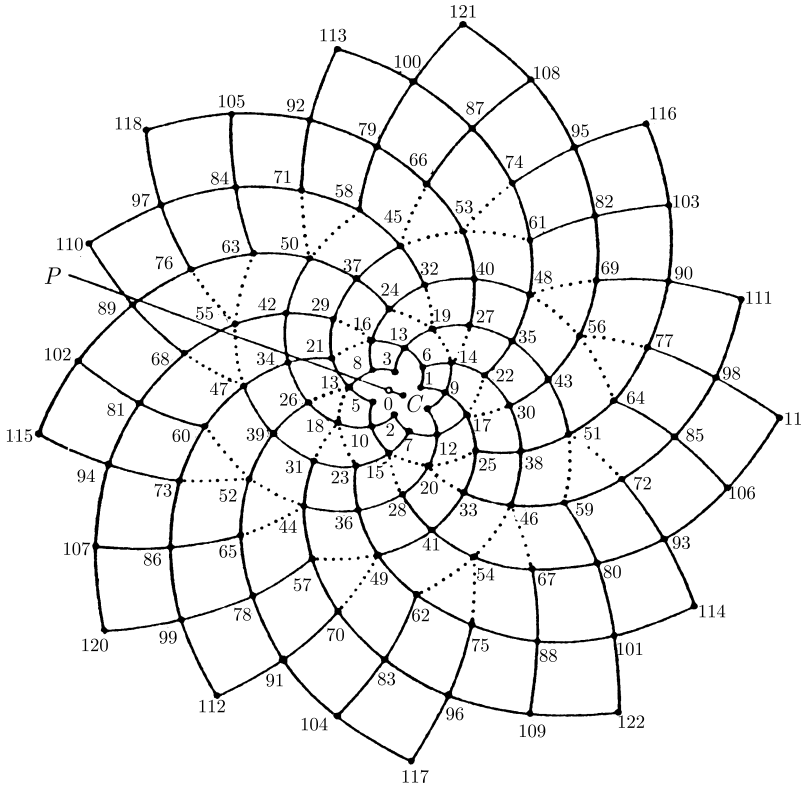


Рис. 1.4. Геометрическое представление апекса растения. Схема иллюстрирует механизм проявления феномена возрастающего филлотаксиса (наблюдаемого также на рис. 1.2). На схеме хорошо видно, что филлотаксис возрастает по последовательности Фибоначчи; во внутренней части апекса мы имеем видимую встречную парастихийную пару (8, 13), а во внешней части — видимую встречную пару (21, 13). Это происходит вследствие того, что в такой системе числа Фибоначчи группируются, одновременно чередуясь, по обеим сторонам отрезка PC, где C — центр апекса. Этот центр является общим полюсом всех спиралей, а также местом, в котором закладываются все примордии. Угол расхождения системы равен углу Фибоначчи [635]

ресечения парастих в парастихийной паре (то есть угол, под которым две встречные спирали пересекаются) — наиболее близок к 90°. Таким образом, пара (13, 21) на рис. 1.4 является явной парой. Когда в системе наблюдается явная пара (m, n), мы говорим, что **филлотаксис системы** равен (m, n). Но иногда в системе могут присутствовать две явные парастихийные пары. Это случается, когда два угла γ двух видимых встречных парастихийных пар имеют значения, одинаково отличные от 90°, (например, $\gamma = 70°$ для пары (m, n) и 110° для пары (m, $m + n$)).

Итак, нам известно, что есть два специфических типа видимых встречных парастихийных пар: явная парастихийная пара и контактная парастихийная пара. На практике, при наблюдении образца растения, они, как правило, будут представлены одной парой. Обратите внимание на то, что на рис. 1.2 и 1.3 примордии имеют четырехугольную форму. Тогда мы получаем в каждом случае два семейства контактных парастих и, следовательно, одну контактную парастихийную пару. Но может существовать (например, в ананасах с шестиугольными чешуйками) и три семейства контактных парастих и, таким образом, две контактные парастихийные пары. Учитывая, что в системе, как правило, имеется только одна явная парастихийная пара и часто — две контактные парастихийные пары, может случиться так, что контактная парастихийная пара не будет явной, хотя при наблюдении паттерна контактная пара — всегда наиболее заметная (или явная) для глаз пара. Снова напомним, что контактная парастихийная пара определяется формой контактирующих примордиев, тогда как явная парастихийная пара — это видимая встречная парастихийная пара, в которой встречные спирали образуют угол пересечения γ, наиболее близкий к 90°.

В глоссарии (приложение 1) даны определения различных типов парастихийных пар, в том числе термины «парастиха», «семейство парастих» и «парастихийная пара».

1.2.2. Генетическая спираль и теорема Бравэ

Примордии на рис. 1.3(2) и 1.4 пронумерованы в соответствии с теоремой Бравэ, названной автором в честь сформулировавших ее Луи и Огюста Бравэ, ботаника и математика-кристаллографа. На рис. 1.4 примордии пронумерованы согласно возрасту, то есть порядку их появления на апексе растения, где 0 — номер самого молодого примордия. Обратите внимание, что на каждой из 13 спиралей, или 13-парастихе, точки располагаются последовательно через 13 примордиев по их возрасту (например, спираль, соединяющая примордии 13, 26, 39, 52, 65, 78, 91, 104, 117), а на любой из 21 спиралей (21-парастихе) — через 21 примордий.

Согласно рис. 1.3(2), если мы насчитали 5 спиралей одного направления и 8 — другого и если примордию присвоен номер 0, то примордии смежные с нулевым, нумеруются как 5-й и 8-й, и все остальные примордии могут быть пронумерованы по тому же принципу. **Теорема Бравэ** [75] гласит, что «на n-парастихе филлотаксисного спирального паттерна номера двух смежных примордиев отличаются на n». Таким образом, на любой из 5-парастих номера примордиев отличаются на 5.

Генетическая спираль, называемая также образующей, основной или онтогенетической спиралью [719, 72], — это непрерывная линия, проходящая через последовательно появляющиеся примордии от самого старшего (около края) к самому молодому (около центра апекса) по кратчайшему пути вокруг этого центра. На рис. 1.4 генетическая спираль закручивается против часовой стрелки. Чтобы увидеть ее часть, достаточно мысленно соединить примордии с номерами 111, 110, 109, 108, ...

Конечно, эти точки можно проходить как по часовой, так и против часовой стрелки (хиральность). Но точка 111, например, находится ближе к точке 110, если идти против часовой стрелки от номера 111 (старше 110) к номеру 110. Можно убедиться, что генетическая спираль закручивается против часовой стрелки на рис. 1.5 и 2.1 (учтите обратную нумерацию примордиев в последнем случае) и по часовой стрелке на рис. 1.6 и 4.2. Некоторые авторы предпочитают термины *правая* и *левая* спирали. Братья Бравэ показали, что всякий раз, когда вторичные числа в контактной парастихийной паре (m, n) являются взаимно простыми числами, существует только одна генетическая спираль, и ее можно провести, используя изложенную выше теорему.

В [158, 163] изучается направление генетической спирали на 71 640 пальмах в 42 областях земного шара. Анализ результатов (проверка по критерию χ^2 и тест Уилкоксона) привел авторов к заключению, что доля левых спиралей значительно уменьшается с севера на юг, при этом левые спирали превосходят численностью правые в северном полушарии, а правые спирали превосходят левые в южном. Должны ли мы заключить, что направление генетической спирали зависит от геомагнитной широты? Или что оно зависит от вида растения? Равно ли количество экземпляров с левыми и правыми спиралями? Предмет открыт для исследования. Многочисленные мнения по этому вопросу изложены в работах Имая [352], Алларда [13], Уордлоу [866], Луазо [480], Гомес-Кампо [255], Грегори и Ромбергера [274], Дэйвиса и Марка [164], Теннекона, Дэйатилаки и Арияратны [807], Сюйдуна, Цзюйлиня и Бурсилла [908] (последние две предлагают определение хиральности).

1.2.3. Угол расхождения d и пластохронное отношение R

Если мы проведем линии от любых двух последовательно пронумерованных примордиев (n и $n+1$) к центру апекса (независимо от того, сколько и каких видимых встречных парастихийных пар мы видим на апексе), то мы определим угол, называемый **углом расхождения**, или просто расхождением. Расхождение обозначается буквой d и всегда меньше 180°. Довольно часто оно имеет значение, меньшее 1/2 (180/360), например, $d = 2/5$, или 144° ($360° \times 2/5$), что является обычным явлением. В природе угол расхождения стремится к относительному постоянству в спиральных структурах, а его значение, как правило, приблизительно равно 137.5°. Например, такое значение расхождения может быть измерено на рис. 1.3(2) между точками 24 и 25 или 2 и 3.

Если мы хотим описать паттерн на основании измерений, проведенных на примордиях растительной почки, то одного угла расхождения еще не достаточно. Мы также должны знать расстояния от центров примордиев до центра апекса. Если взять отношение расстояний двух последовательно пронумерованных примордиев, мы получаем так называемое пластохронное отношение, которое обозначается R и является числом, большим 1. Конечно, вследствие иррегулярностей в паттернах, для оценки этого отношения мы должны измерить множество таких пар расстояний и вычислить их среднее значение. Определив этот новый параметр, мы уже имеем всю информацию, необходимую для построения схемы, отражающей фактический паттерн апекса растения.

1.3. Математические константы

1.3.1. Последовательности Фибоначчи и Люка

Вышеупомянутые вторичные числа в парастихийных парах, наблюдаемых на ананасах, шишках и подсолнухах, являются последовательными **числами Фибоначчи**. Множество чисел Фибоначчи включает в себя числа 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, ..., упорядоченные так, что каждое последующее число равно сумме двух предыдущих. Рекуррентное применение этого правила образует простую, но важную математическую последовательность, называемую **последовательностью Фибоначчи**, известную также как **главная последовательность**, — упорядоченное множество всех чисел Фибоначчи:

$$\langle 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, \ldots \rangle. \tag{1.1}$$

Символы $\langle$ и $\rangle$ означают, что числа, заключенные между ними, составляют бесконечную последовательность. Последовательность названа в девятнадцатом столетии французским математиком Эдуардом Люка в честь Леонардо Фибоначчи, известного математика из Пизы, который описал данную последовательность в двенадцатом веке.

Числа Фибоначчи появляются с высокой регулярностью (см. раздел 1.1.3), что очевидно из результатов исследования Бруссо [80] 4 290 шишек десяти видов сосны, произрастающих в Калифорнии; в результате было установлено, что только 74 шишки (1.7%) отклонились от паттерна Фибоначчи. Другое исследование (Джан [399]), основанное на 12 750 наблюдениях 650 видов, описанных в литературе за последние 150 лет, показывает, что последовательность Фибоначчи появляется в более чем 92% всех возможных типов спиральных паттернов.

Если видимые встречные парастихийные пары не содержат последовательные числа Фибоначчи, они часто содержат величины из другой известной последовательности — последовательности Люка, образуемой тем же способом, что и последовательность Фибоначчи, но с начальными членами 1 и 3. Среди 12 750 наблюдений, упоминаемых выше, последовательность Люка встречалась приблизительно в 2% случаев.

На рис. 1.3(1) изображен как раз один из тех относительно редких экземпляров, в которых можно обнаружить видимую встречную пару (7, 11). Рис. 1.5 — схематичное представление спирального паттерна, содержащего видимую встречную пару (11, 18). Эти три числа — числа Люка, то есть числа, принадлежащие последовательности Люка. Следующая глава поможет нам понять, почему угол расхождения, соответствующий последовательности Люка, приблизительно равен 99.5°. В некоторых случаях, но только очень редко, могут наблюдаться последовательные числа из еще одной последовательности типа Фибоначчи — последовательности $\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots \rangle$, для которой угол расхождения приблизительно равен 78 °.

Рассмотрим соотношения, посредством которых различные понятия, введенные в этой главе, увязываются с последовательностью Фибоначчи. Обозначим k-е число Фибоначчи через F_k. Тогда $F_5 = 5$ и $F_9 = 34$. Получим:

$$F_{k+1} = F_k + F_{k-1}, \qquad \text{при} \quad k = 2, 3, 4, \ldots, \tag{1.2}$$

где $F_1 = F_2 = 1$. Обозначим k-й член последовательности Люка через L_k, тогда $L_{k+1} = L_k + L_{k-1}$ при $k = 2, 3, 4, \ldots$ и $L_1 = 1$, $L_2 = 3$. Эта последовательность известна также как дополнительная последовательность Шоута, или первая дополнительная последовательность.

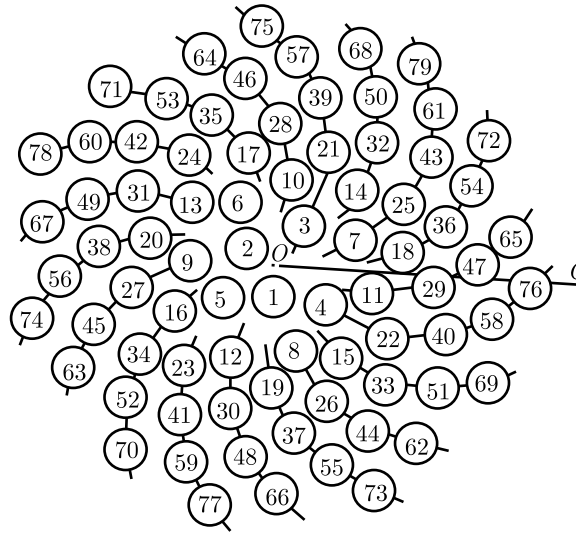


Рис. 1.5. Схематическое представление спирального паттерна, образованного семейством из 18 спиралей. В каждой спирали номера примордиев отличаются на 18. Можно легко начертить семейство из 11 спиралей, которые соединяют примордии, отличающиеся на 11 (одна из этих спиралей соединяет примордии 77, 66, 55, 44, 33, 22 и 11). Расхождение может быть измерено и, как видно из рисунка, приблизительно равно 99.5°. Числа Люка чередуются по обеим сторонам от луча OC, в то же время приближаясь к нему

1.3.2. Золотое сечение τ

Тесно связано с последовательностью Фибоначчи золотое сечение, обозначаемое в этой книге греческой буквой τ (тау):

$$\tau = (\sqrt{5} + 1)/2. \tag{1.3}$$

Это иррациональное число, приблизительно равное 1.618. Оно обозначается также греческой буквой ϕ (фи) в честь Фидия, величайшего скульптора древности. Обозначаемое через ϕ, золотое сечение представляет символ гармонии. Греки были очарованы золотым сечением благодаря эстетическим пропорциям, которые оно рождает в геометрии, искусстве и архитектуре. Например, опыты показали, что среди многих возможных прямоугольников именно тот, у которого отношение основания к высоте соответствует

золотому сечению, наиболее приятен глазу. Это число по-разному проявляется в правильном пятиугольнике (пять равных сторон), а пятикратная симметрия — одна из главных характеристик феномена филлотаксиса. Отсутствие пятикратной симметрии в неорганической материи известно как кристаллографическое ограничение.

Символ τ, принятый в этой книге, имеет более глубокое значение. Он символизирует не только соотношение и пропорцию, но также представляет один из старейших символов жизни, прекрасно адаптировавшейся к форме, символ, известный древним египтянам (анк) и древним индусам. Эта книга посвящена одному из самых загадочных проявлений жизни, гармонии и пятикратной симметрии. Кроме того, тау — символ, как правило, используемый в специальной математической литературе.

Сечение τ может быть определено следующим образом. Если отрезок прямой (или окружности) длиной 1 делится на две части таким образом, что отношение большей части отрезка (x) к меньшей ($1 - x$) равно отношению всего отрезка (1) к его большей части (x), то данный отрезок (или окружность) делится по правилу золотого сечения: $x/(1 - x) = 1/x$, $x = (\sqrt{5} - 1)/2 = 1/\tau$, $1/x = \tau$ (см. задачу 1.4.3).

1.3.3. Соотношения между математическими константами

Золотое сечение — число, разложение на десятичные дроби которого бесконечно и не является периодичным. Но каким образом такое число может быть связано с простыми целыми числами в последовательности Фибоначчи? Чтобы увидеть это, достаточно взять отношения последовательных чисел Фибоначчи: 1/1, 2/1, 3/2, 5/3, 8/5, 13/8, 21/13, ... Используя калькулятор, мы замечаем, что эти отношения приближаются к золотому сечению, по мере того как последовательные числа Фибоначчи в отношениях растут. Другими словами,

$$\tau = \lim F_{k+1}/F_k, \tag{1.4}$$

то есть τ является пределом, к которому стремится отношение F_{k+1}/F_k двух последовательных чисел Фибоначчи при бесконечном увеличении k.

Важность золотого сечения проявляется, когда мы рассматриваем угол расхождения d экземпляра растения, в котором наблюдается контактная парастихийная пара (F_k, F_{k+1}). При больших значениях k соответствующее значение d будет приблизительно равно 137.5°. Можно показать, что для данного угла, золотого сечения и пары Фибоначчи справедливы следующие отношения: $137.5° \approx (360°/\tau^2) \approx 360°[1/(F_{k+1}/F_k + 1)] \approx 360°[1 -$

$- 1/(F_{k+1}/F_k)]$. Величина $(360^\circ/\tau^2)$, с приближенным значением 137.5°, называется **углом Фибоначчи**.

Возвращаясь к определению золотого сечения (в конце раздела 1.3.2), мы находим, что угол при центре окружности, стягивающий ее меньшую часть, равен углу Фибоначчи. Дополнительный угол имеет значение $360^\circ/\tau$, так как $\tau + 1 = \tau^2$ и $(\tau - 1)/\tau = 1/\tau^2$, так что $360/\tau + 360/\tau^2 = 360$. Угол $360(3+1/\tau)^{-1} \approx 99.5^\circ$ (или $(3+1/\tau)^{-1} \approx 0.276$), соответствующий последовательности Люка, называется углом Люка. Анализ соответствий между углами расхождения и последовательностями типа Фибоначчи проводится в главе 2.

Свойство, присущее всем примордиальным паттернам — то, что на ранней стадии развития филлотаксисного паттерна пластохронное отношение R уменьшается, угол расхождения d обычно быстро сходится к углу Фибоначчи, а вторичные числа являются последовательными членами последовательности Фибоначчи.

1.4. Модель для анализа паттернов

1.4.1. Геометрия спиральной решетки

Чтобы провести математический анализ паттернов растений, рассмотренных выше, и получить значимые соотношения между различными параметрами паттернов, мы должны сделать реалистические, но математически содержательные допущения. Допустим, что спирали в каждом семействе — эквидистантные, подобные и логарифмические, проходят через центры примордиев (представляемых точками) и что расхождение и пластохронное отношение постоянны. Это называется **центрическим представлением** природных спиральных паттернов, или спиральной точечной решеткой. Точки располагаются на генетической спирали. Плоское соцветие подсолнуха представляет собой эквивалент центрической проекции.

Постоянный угол логарифмической спирали — угол, образуемый касательной к кривой в любой точке и радиусом, соединяющим эту точку с полюсом (точка C на рис. 1.6). Постоянные углы логарифмических спиралей в семействах из m и n спиралей обозначаются, соответственно, ϕ_m и ϕ_n (условлено, что они имеют противоположные знаки: один угол положительный, другой отрицательный). Можно доказать, что если (m, n) — видимая встречная парастихийная пара в центрическом представлении паттерна растения, с расхождением d и пластохронным отношением R и если u и v — соответственно, целые числа, ближайшие к md и nd, то верны следующие соотношения (см. задачу 1.7):

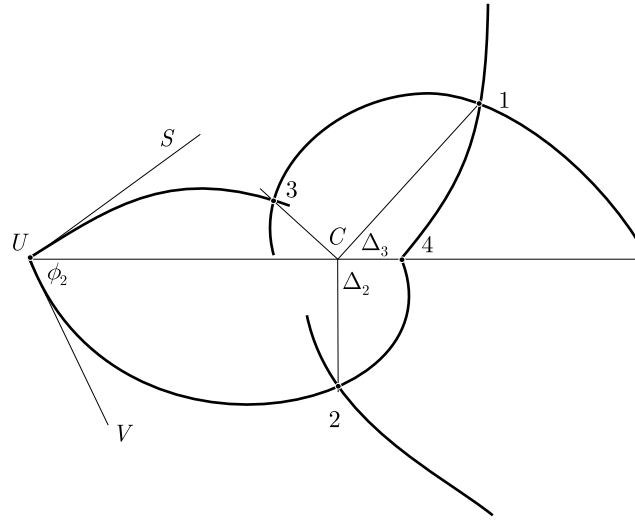


Рис. 1.6. Центрическое представление паттерна растения с парой спиралей (m, n) = (3, 2). Например, в данном случае: Δ_3 = (угол в центре между последовательными примордиями на любой спирали в семействе из 3 спиралей) = угол $1C4$ = угол $UC3$, ϕ_2 = угол CUV и Δ_2 = угол $2C4$ = угол $3C1$

$$\Delta_m = 2\pi(u - md), \qquad \Delta_n = 2\pi(v - nd), \tag{1.5}$$

$$mv - nu = \pm 1, 0 < \gamma = \phi_n - \phi_m \qquad (\text{или } \phi_m - \phi_n), \tag{1.6}$$

$$m \ln R = \Delta_m \operatorname{ctg} \phi_m, \tag{1.7}$$

$$n \ln R = \Delta_n \operatorname{ctg} \phi_n, \tag{1.8}$$

$$\operatorname{ctg} \phi_m / \operatorname{ctg} \phi_n = m\Delta_n / n\Delta_m. \tag{1.9}$$

Чтобы лучше понять значение используемых символов, обратимся к рис. 1.6, на котором наглядно представлены соотношения (1.5)–(1.8) и используются следующие обозначения. Δ_m и Δ_n — углы противоположных знаков (в радианах, от $-\pi$ до $+\pi$), образуемые векторами, направленными от общего полюса спиралей к центрам двух последовательных примордиев на любой спирали в семействе из m и n спиралей, соответственно. Угол γ (равный углу VUS на рис. 1.6) — угол пересечения между любыми двумя встречными спиралями. Мы вернемся к этим соотношениям при рассмотрении цилиндрического представления спиральных паттернов в главах 2 и 4.

Обратите внимание, что нумерация примордиев на рис. 1.6 отличается от нумерации на предыдущих рисунках. На рис. 1.6 самый старший примордий (наиболее удаленный от центра C) имеет номер 1, а самый молодой — 4. Такая система обозначений более удобна для продолжения нумерации и теперь становится общепринятой. Действительно, когда около центра C появляется новый примордий, нам не приходится изменять нумерацию всех остальных примордиев (что имело бы место в случаях на предыдущих рисунках), потому что мы просто присваиваем недавно образованному примордию номер 5. Также обратите внимание, что при любой принятой системе нумерации различные парастихийные пары в системе остаются теми же самыми, а теорема Бравэ по-прежнему верна.

1.4.2. Математическая головоломка

Завершим эту главу следующей замечательной микрофотографией, полученной Дж. Х. Палмером с помощью сканирующего электронного микроскопа. На рис. 1.7 показана очень ранняя стадия формирования паттерна в соцветии подсолнуха, изображенного на рис. 1.2. Согласно Дарвашу и Надю [153], английское слово «паттерн» (теперь вошедшее также во французский лексикон) происходит от старофранцузского «патрон», берущего, в свою очередь, начало от латинского «pater» (отец). В этом смысле «паттерн» означает человека или вещь, столь идеальную, чтобы быть достойным подражания. Соцветие подсолнуха всегда было **моделью для подражания** и загадкой, вызывающей особенный интерес у исследователей.

Современная технология показывает, что сложность вопроса недооценивалась. В частности, примордии цветочков закладываются в быстрой последовательности от периферии к центру апекса, а не наоборот, как часто думают разработчики моделей. Даже на этой ранней стадии два семейства контактных парастих могут быть уже ясно различимы. Когда примордии имеют четырехугольную форму, числа парастих, состоящих из цветочков, можно легко подсчитать и определить контактную парастихийную пару (55, 89).

Исследование подсолнуха, проводившееся Палмером, показывает, что в течение периода активного продуцирования цветочков и образования паттерна не существует никакой центральной области или позиции, обладающей организующей способностью, эквивалентной апексу в вегетативном побеге. Центр цветоложа, как оказалось, не играет никакой роли в управлении, так как он может быть изолирован или вырезан без изменения паттерна или скорости продуцирования цветочков, тогда как разрушение апекса в вегетативном побеге неизменно останавливает формирование паттерна и про-

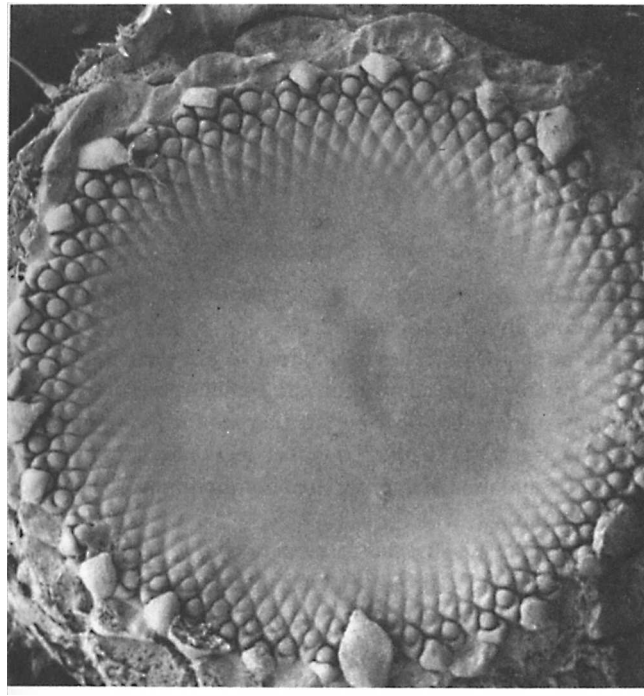


Рис. 1.7. Микрофотография очень молодого соцветия *Helianthus annuus*, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Виден процесс закладки цветочков, развивающийся на генеративном фронте в направлении от периферии к центру головки с поразительной степенью симметрии. Фронт окружает генеративную область, которая занимает центральную зону цветоложа. Цветоложе приблизительно 2.5 мм в диаметре и покрыто примордиями цветочков приблизительно на 50% своей площади. Видны 89 коротких контактных парастих, содержащих по четыре примордия, и 55 длинных парастих — по шесть или по семь примордиев (Дж. Х. Палмер.)

дуцирование листовых примордиев. Специфическая задача в филлотаксисе соцветия подсолнуха состоит в том, чтобы объяснить, каким образом влияющие на формирование паттерна факторы могут взаимодействовать как единое целое с достаточной быстротой, соответствующей высокой скорости продуцирования цветочков (2 или 3 в час в пиковых стадиях), при том, что расстояния в соцветии, через которые они должны транспортироваться,

диффундировать или воздействовать, огромны по онтогенетическим масштабам (2 мм или больше).

Палмер и Стир [578] подчеркивали динамичность процесса образования цветочков, показав, что участок продуцирования цветочков, называемый генеративным фронтом, сохраняет свою длину и диаметр окружности приблизительно постоянными в течение большей части периода продуцирования цветочков. Палмер считает генеративный фронт эквивалентным стоячей волне, поскольку цветочки и связанная с ними ткань формируются, когда ткань проходит через фронт, и смещаются наружу благодаря образованию новой ткани на внутренней стороне фронта в генеративной области.

Во всех подходах к изучению филлотаксиса предполагается, что образование бокового листа или цветочка происходит в результате взаимодействия влияющих факторов в определенной позиции. такая точка зрения привела математиков и ботаников, исследующих филлотаксис, к изучению явления формирования паттернов как процесса образования. Однако работа Палмера с фитогормоном бензиладенином (БА) ясно устанавливает способность подсолнуха к образованию цветочков на случайных позициях в соцветии. Вероятно, для еще большего усложнения головоломки Хернандес [328] в своих хирургических экспериментах показал, что нормальные цветочки с хаотичным расположением могут продуцироваться без влияния позиционной информации от более зрелых частей побега.

1.5. Задачи

Читатель, желающий проверить свои знания, при решении следующих задач может обращаться к ответам, приведенным в приложении 2.

1.1 Сосчитайте спирали на шишках различных хвойных деревьев или на нескольких плодах ананаса. Установите для каждого образца числа контактных парастихийных пар и начертите гистограмму для различных пар.

1.2 (1) На рис. 1.3(1) сосчитайте числа спиралей в семействах контактных парастих и используйте соответствующие обозначения, чтобы описать видимую встречную спиральную пару.

(2) Используя теорему Бравэ, пронумеруйте примордии на рис. 1.3(1). Подсказка: присвойте номер 1 примордию, отмеченному точкой. Сосчитайте число контактных спиралей обоих направлений и присвойте номера двум отмеченным точками примордиям, контактирующим с первым. После чего продолжайте нумерацию.

(3) Начертите генетическую спираль.

1.3 (1) На рис. 1.3(1) или 1.3(2) определите центры примордиев и центр апекса побега и измерьте, используя миллиметровую линейку, пластохронное отношение в парах как можно большего числа последовательных примордиев (используйте решение задачи 1.2). Затем вычислите среднее значение этого отношения. Для удобства работы можно сделать увеличенные копии рисунков.

(2) Пользуясь транспортиром, измерьте угол расхождения для как можно большего числа примордиев; вычислите среднее значение этого угла.

(3) Поскольку любой растительный материал обладает изменчивостью, важно знать степень изменения измеряемых параметров относительно среднего значения; ее можно определить, вычислив среднее квадратическое отклонение. Используйте индивидуальные подсчеты для вычисления взвешенного среднего квадратического отклонения

$$S = \sqrt{[\Sigma(x_i - X)^2/(N-1)]}$$

для каждого из двух средних значений, приведенных выше; здесь x_i — индивидуальное значение каждого подсчета, $i = 1, \ldots, N$, X — среднее значение и N — общее количество произведенных подсчетов.

1.4 (1) Определите F_{16} и F_{21}.

(2) Выпишите несколько первых членов последовательности Люка.

(3) Формулировка понятия золотого сечения основывается на окружности. Предположите, что длина меньшей части окружности равна 1 и что бóльшая часть имеет значение x. Выполните действия, указанные в формулировке (раздел 1.3.2.), чтобы получить $x = \tau$.

1.5 Используя калькулятор, получите результаты, которые подтверждают, что соотношение (1.4) между золотым сечением τ и последовательностью Фибоначчи верно; покажите, что $(F_k/F_{k+1})^2 \approx 1/\tau^2$ при больших k. Обратите внимание, что с увеличением k аппроксимация становится более точной.

1.6 Полагая, что на экземпляре растения наблюдается парастихийная пара (F_k, F_{k+1}) и угол расхождения $360°(1/\tau^2)$, докажите следующее соотношение между этими величинами: $1/\tau^2 = \lim[1 - 1/(F_{k+1}/F_k)] = \lim F_{k-1}/F_{k+1}$.

1.7 На рис. 1.6 измерьте угол расхождения d, пластохронное отношение R и остальные углы и покажите, что верны соотношения (1.5)–(1.9).

1.8 Для различных пар Фибоначчи ($m, n = F_k, F_{k+1}$) покажите, что соотношение $mv - nu = \pm 1$ верно для центрического представления,

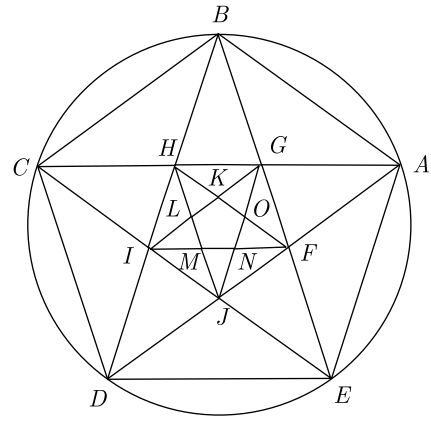


Рис. 1.8. Правильный пятиугольник и правильная пентаграмма

при $d = \tau^{-2}$. Проделайте то же самое с последовательными парами Люка и углом $(3 + 1/\tau)^{-1}$.

1.9 (1) Докажите, что $m\Delta_n - n\Delta_m = \pm 2\pi$.
(2) Используя (1), докажите, что $\Delta_n\Delta_m(\operatorname{ctg}\phi_m - \operatorname{ctg}\phi_n) = \pm 2\pi \ln R$.
(3) Используя (2), докажите следующее классическое соотношение:

$$mn \ln^2 R - 2\pi \ln R \operatorname{ctg}\gamma + \Delta_n\Delta_m = 0. \tag{1.10}$$

(Это соотношение будет получено другим способом в главе 4.)
(4) Подставьте $\gamma = 90^\circ$ в соотношение (1.10) и получите формулу, называемую в этой книге **формулой Ричардса**:

$$\ln R = (-\Delta_n\Delta_m/mn)^{1/2}. \tag{1.11}$$

1.10 На рис. 1.8 можно найти большое число золотых отношений. Он изображает правильную пентаграмму (пятиугольник в форме звезды), вписанную в правильный пятиугольник. Пентаграмма была символом известного Пифагорейского Общества. Покажите, что верны следующие соотношения:

$$\frac{BE}{DE} = \frac{DE}{FE} = \frac{FE}{JF} = \frac{JF}{OF} = \frac{OF}{ON} = \tau = 2\cos\frac{\pi}{5}.$$

Глава 2

Основная теорема и ее приложения

2.1. Краеугольный камень филлотаксиса: экскурс в историю

В этой главе наглядно и формально излагается теорема фундаментальной важности в филлотаксисе и приводится несколько вариантов приложений этой теоремы. Другие приложения будут описаны в последующих главах. Теорема устанавливает полное геометрическое соотношение между двумя понятиями, представленными в главе 1: видимыми встречными парастихийными парами (m, n) и углом расхождения d системы. На основании этой теоремы я разработал четыре алгоритма для непосредственного нахождения одного параметра из другого. В теореме отражаются важнейшие свойства решеток, используемых в большинстве объяснительных моделей, и содержится попытка интерпретировать филлотаксис.

Глава 3 иллюстрирует данную теорему, которая проливает свет на теорию сосудистого филлотаксиса Лестибудуа – Болле. Эта теория открывает путь к третьему способу представления филлотаксиса — иерархическому представлению, которое играет важную роль в объяснительной модели филлотаксиса, представленной в главе 6. В главах 5 и 7 будет показано, что основная теорема используется при практической оценке паттернов.

Отсутствие подобной теоремы было главной причиной ошибок в математическом и биологическом филлотаксисе, которые происходили из-за путаницы, связанной с большим числом семейств спиралей, наблюдаемых на одном растении. Семейство парастих может быть построено простым соединением двух точек в решетке, представляющей паттерн растения, причем такое семейство разбивает множество точек решетки. С самого начала исследований в области филлотаксиса [67, 253], разнообразие спиралей ставило наблюдателей в тупик. Основная теорема и ее частные формулировки разъясняют значение этих семейств парастих, разрешая споры двухсотлетней давности.

Браун [71] писал, что существует только одна — генетическая — спираль, все остальные иллюзорны. Он придерживался своей веры и строил вокруг нее теорию единственной генетической спирали, от которой сегодня отказались. Черч [115] выбрал среди множества пар семейств ортогональное семейство (угол пересечения парастих $\gamma = 90°$). Он так же придерживался своего выбора и строил на нем свою теорию равных потенциалов, которая тоже была предана забвению. (Некоторые аспекты этой теории все еще довольно значимы, как будет показано в главе 12.) д'Арси Томпсон [815] заявил, что нет никакой причины выделять определенную парастиху или семейство парастих и под влиянием ботаника Сакса [691] пришел к убеждению, что существует непреодолимый субъективизм, трансформирующий всю науку в мистический идеализм и сказочные теории.

В качестве ответа Томпсону, Плантефол [602] пытался найти группу парастих, имеющих биологическую основу. Ле Гиаде [449] писал, что Плантефола «поглотил» вопрос о том, как выбрать ее среди всех возможных. Согласно Ле Гиаде, главное достижение Плантефола состоит в том, что он предложил семейство парастих (которые он назвал лиственными винтовыми линиями), имеющее онтологическую основу, которой другие семейства не имеют, и исправил ошибку, совершенную Шимпером и Брауном, смешавшими понятия хронологических и онтологических спиралей. Гипотеза Плантефола о лиственных винтовых линиях, их смежности и их генеративных центрах все еще очень популярна во Франции. Понятие генеративного центра, несмотря на его достоинства и биологическую основу, является лишь гипотезой.

Многие полагают, что взгляды Плантефола значительно задержали развитие морфологии во Франции. Ясно, что его гипотеза отвлекала внимание от биоматематических разработок французских первооткрывателей, братьев Бравэ [75] и Лестибудуа [460]. Братья Бравэ ввели цилиндрическое представление филлотаксиса, и признали значимость непрерывных дробей в этой области. Развивая их идеи, многие исследователи в данной области внесли биоматематические методы в изучение филлотаксиса (Коксетер [129]; Адлер [2, 4]; Ридли [644]; Марзек и Каппрафф [515]; Джан [373, 388, 392], см. главы 4 и 5, приложение 4; Ротен и Кох [673]).

Нужно признать, что генетическая спираль вполне реальна (говоря словами Плантефола), что ортостихи (специфические группы парастих, параллельных оси растения, по которым определяются филлотаксисные дроби), имеют реальную биологическую основу, и что измерения, по которым определяется угол Фибоначчи, в самом деле реальны. Для Ларсона [446] генетическая спираль и ортостихи имеют реальный структурный смысл в сосудистом филлотаксисе (см. его утверждения в разделе 3.2.3).

Мы должны принять, что все эти семейства парастих, которыми было озадачено так много исследователей, имеют фактическую основу, которую невозможно игнорировать. По крайней мере, с геометрической точки зрения нет никакой причины отдавать предпочтение той или иной спирали. Томпсон поступил верно, выбрав их все, хотя этот выбор и вывел его из споров. Идея заключается в том, чтобы использовать все семейства парастих, которые могут дать какую бы то ни было информацию о филлотаксисной системе в целом. Основная теорема филлотаксиса — главный шаг в этом направлении. Она гласит, например, что контактная парастихийная пара показывает значение угла расхождения системы и что некоторые видимые встречные парастихийные пары дают более точные значения этой величины.

Несмотря на то, что теорема рассматривает многие семейства парастих, некоторая путаница осталась даже после публикации Адлера [2], касающейся важного частного вида этой теоремы. Кроме того, в большинстве последующих работ, посвященных состоянию развития предмета, — главным образом, биологического филлотаксиса (Рутихаузер [683]; Эриксон [201]; Швабе [740]; Карр [101]; Стивс и Сассекс [790], с. 109–23) ее значение игнорируется. Подобное отношение вызвано тем, что в формулировке Адлера теорема переплетается со сложностями предмета непрерывных дробей и тонет в аргументации, предназначенной для поддержки предлагаемой Адлером модели контактного давления, описывающей образование паттернов.

Теорема была самостоятельно переоткрыта (Джан [383]) как следствие доказательства формулы, называемой в книге формулой Бравэ и выведеной в разделе 2.5.2 для аппроксимации угла расхождения системы. В дальнейшем было предложено новое доказательство теоремы, использующее элементарные свойства подобных треугольников в цилиндрическом представлении филлотаксиса, эквивалентном центрическому представлению (см. главу 1) и описанному в разделе 2.5.1.

Довольно часто математики многократно доказывают теоремы, которые являются основными в том смысле, что они пронизывают саму ткань математики и ее приложений. Теорема, которой посвящена эта глава, является основной в полном смысле этого слова. Она связывает математический и биологический филлотаксис, и знакомство с ней обязательно для освоения предмета. Общее доказательство теоремы кратко описывается в приложении 4 в контексте последовательностей Фарея. Гудал [258] использует основную теорему в анализе собственной формы алгоритма удлинения секущих (см. главу 12) в филлотаксисе и именует ее теоремой Адлера–Джана.

2.2. Предварительные замечания к теореме

2.2.1. Видимые встречные парастихийные пары и угол Фибоначчи

В главе 1 высказано предположение, что существует некое геометрическое соотношение между видимыми встречными парастихийными парами (F_k, F_{k+1}) и углом Фибоначчи $1/\tau^2$ ($\approx 137.5^\circ$), представляющим угол расхождения между последовательными примордиями. Чтобы лучше осветить эту взаимосвязь, начертим спираль с малым шагом, подобную изображенной на рис. 2.1(1). Затем мы отметим на ней, например, 30 точек, отстоящих на 137.5° друг от друга, и последовательно пронумеруем эти точки.

Точки могут обозначать места посадки листьев на цилиндрическом лиственном стебле, преобразованном в конус и рассматриваемом сверху, то есть в проекции на плоскость. Или, иначе, они могут представлять цветочки в спиральной решетке, изображающей соцветие маргаритки. Далее мы сотрем спираль и сделаем 12 или 15 копий множества точек на прозрачных подложках. На каждой копии мы начертим семейство из x спиралей, выходящих из одного полюса и проходящих все точки, разбивая множество точек на части. Для этого необходимо просто соединить точки так, чтобы номера на них отличались на $2, 3, \ldots$. На рис. 2.1(3), и 2.1(4) показаны два примера с $x = 3$ и $x = 5$, где точки на каждой спирали, как видно, отличаются, соответственно, на 3 и 5, образуя 3-парастихи и 5-парастихи.

Таким образом, можно заметить, что x может принимать только следующие значения: 1 (генетическая спираль: рис. 2.1(1)), 2, 3, 5, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 17, ... Число N исключается из данного ряда чисел, если оно кратно числу x этого ряда и если оно определяет семейство парастих, закручивающихся в том же самом направлении, что и семейство из x парастих. Теперь мы наложим друг на друга две копии множества точек, в которых семейства спиралей закручиваются во встречных направлениях, и найдем такие парастихийные пары, чтобы в каждом пересечении любых двух спиралей пары находилась точка, принадлежащая множеству. Получаем видимые встречные парастихийные пары. Видно, что единственно возможные видимые встречные пары — это пары (2, 1), (2, 3), (5, 3), (5, 8), (13, 8), ..., причем все они образованы последовательными числами Фибоначчи.

2.2.2. Филлотаксисные дроби, связанные с углом Фибоначчи

Теперь рассмотрим рис. 2.1(1) в другом ракурсе. Выберем произвольную точку (например, 4), и другую — около линии, соединяющей первую точку (4) с полюсом, (например, точку 7). Следуя вдоль генетической спирали, мы проходим от точки 4 к точке 7. При этом мы делаем примерно 1

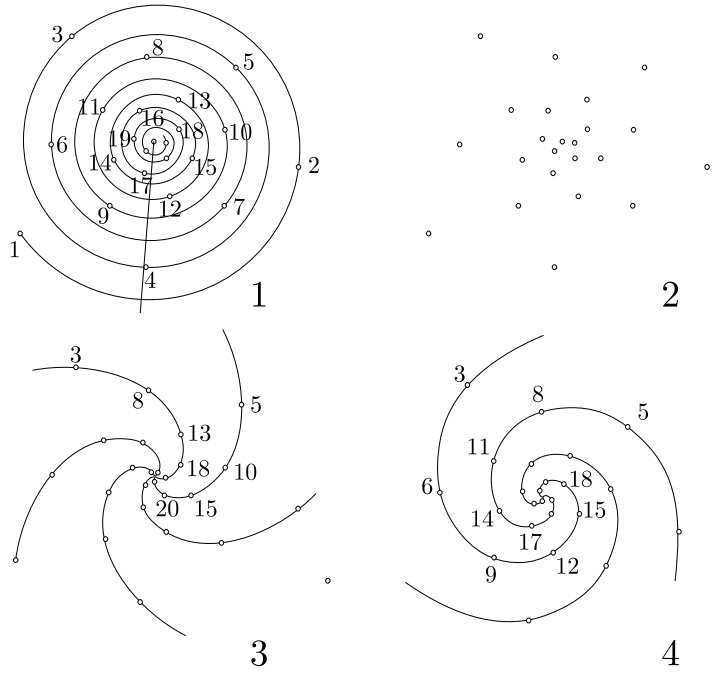


Рис. 2.1. (1) Спираль, на которой точки отстоят друг от друга на 137.5° относительно центра. (2) Множество точек, полученное после удаления спирали. (3) и (4) Встречные семейства парастих, содержащие соответственно 5 и 3 спирали, вычерченные в данном множестве точек. В первом случае точки соединяются через 5; во втором — через 3, согласно теореме Бравэ

оборот вокруг полюса и встречаем 3 точки, не считая точку 4. Тогда мы говорим, что 1/3 — филлотаксисная дробь системы. Возьмем снова точку 4 и другую около этого луча, например, точку 9. Чтобы пройти от точки 4 к точке 9 по генетической спирали, мы должны сделать примерно 2 оборота и встретить 5 точек. Величина 2/5 — другая филлотаксисная дробь. Тот же самый процесс, произведенный с точкой 4 и точками 12 и 17, которые лежат все ближе и ближе к лучу, соединяющему точку 4 с полюсом, дает, соответственно, филлотаксисные дроби 3/8 и 5/13.

Обратите внимание на то, что если вместо точки 4 взять точку 2 и последовательные точки 7, 10, 15, 23, постепенно приближающиеся к лучу,

который соединяет точку 2 с полюсом, мы получим те же самые дроби, плюс 8/21. Например, на длинном стебле ивы с множеством почек мы можем получить такие филлотаксисные дроби, как 13/34.

Филлотаксисные дроби — это аппроксимации угла расхождения системы. Простой процесс, описанный выше — методика их получения. Необходимо всего лишь найти два листа на цилиндрическом стебле или два примордия, которые кажутся расположенными приблизительно один над другим по отношению к центру апекса, и затем пройти от одного к другому, следуя по генетической спирали и отмечая число оборотов и число встреченных примордиев, исключая первый. Филлотаксисные дроби, обычные для деревьев, как правило, принадлежат последовательности $\langle 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, \ldots \rangle$.

Конечно, рост отдельной ветки не должен слишком сильно исказить первоначальные соотношения в почке, из которой эта ветка развилась. Такая последовательность образуется сложением числителей и знаменателей двух последовательных членов; например, следующая дробь в приведенной выше последовательности — 8/21. Легко доказать, что эта последовательность сходится к $1/\tau^2 \approx 0.381$, соответствуя углу расхождения 137.5°, который был выбран для построения спиральной решетки на рис. 2.1.

Отдельные дроби в этом примере имеют значения, поочередно меньшие и большие τ^{-2}. Продвижение вокруг полюса спиральной решетки (рис. 2.1(1)) для получения последовательных филлотаксисных дробей производит колебательное движение убывающей амплитуды вокруг линии, соединяющей, например, точку 4 с полюсом. Это означает, что каждый из замкнутых интервалов [1/3, 2/5], [3/8, 2/5], [3/8, 5/13], [8/21, 5/13] содержит расхождение τ^{-2}. В градусах они представлены вложенными интервалами [120, 144], [135, 144], [135, 138.46], [137.14, 138.46], сходящимися к углу 137.5°. Если спираль построена с бóльшим числом точек и получено больше вложенных интервалов, их длины стремятся к нулю и их пересечение стремится к вложенному значению τ^{-2}.

В итоге можно сказать, что оба эти процесса дают последовательности вложенных интервалов и последовательности видимых встречных парастихийных пар. Числа в парах являются знаменателями конечных точек интервалов. Например, видимая встречная парастихийная пара (3, 5), соответствует интервалу [1/3, 2/5]. Теорема, представленная в следующем разделе, гласит, что существует взаимно однозначное соответствие между последовательностью вложенных интервалов и последовательностью видимых встречных парастихийных пар.

2.3. Основная теорема филлотаксиса

2.3.1. Различные формулировки теоремы

Общий вид (Джан [392])

Пусть (m, n) — парастихийная пара в системе с углом расхождения d, где m и n — взаимно простые числа. Следующие свойства эквивалентны:

(1) Существуют однозначные целые числа $0 \leqslant v < n$ и $0 \leqslant u < m$, такие, что $|mu - nu| = 1$ и $d \leqslant \frac{1}{2}$ принадлежат замкнутому интервалу, конечные точки которого равны u/m и v/n;

(2) Парастихийная пара (m, n) является видимой и встречной.

Доказательство этой теоремы основывается на положении, касающемся видимых парастихийных пар. Положение [392] гласит, что пара (m, n) является видимой тогда и только тогда, когда $|m(nd) - n(md)| = 1$, где (xd) — целое число, ближайшее к xd, для $x = m$ и n. Оно предлагает альтернативное, более гибкое определение видимой парастихийной пары, сформулированное в разделе 2.5.1, которое обобщает понятие видимой точки в решетке, введенное Харди и Райтом [306].

Частные виды

1. Для **последовательности нормального филлотаксиса** (Адлер [2]), то есть последовательности типа Фибоначчи

$$J\langle 1, t, t+1, 2t+1, 3t+2, 5t+3, \ldots\rangle, \tag{2.1}$$

где $t \geqslant 2$ и $J \geqslant 1$ — целые числа, J — множитель всех членов последовательности и $N_{t,k} = F_k t + F_{k-1}$ — общий член, — парастихийная пара $(JN_{t,k}, JN_{t,k+1})$ является видимой и встречной тогда и только тогда, когда d принадлежит интервалу с конечными точками $F_k/JN_{t,k}$ и $F_{k+1}/JN_{t,k+1}$.

Из положения следует, что для любых целых чисел $t \geqslant 2$ и $J \geqslant 1$ d принадлежит интервалу $[1/J(t+1), 1/Jt]$ тогда и только тогда, когда парастихийная пара $J(t, t+1)$ является видимой и встречной.

Расхождение принадлежит интервалу $[1/J(t+1), 2/J(2t+1)]$ тогда и только тогда, когда $J(2t+1, t+1)$ является видимой и встречной парастихийной парой. Продолжая складывать числители и знаменатели в последнем интервале так, чтобы знаменатели были всегда последовательными членами последовательности типа Фибоначчи, мы устанавливаем, что расхождение принадлежит интервалу $[3/J(3t+2), 2/J(2t+1)]$ тогда и только тогда, когда

$J(2t+1, 3t+2)$ является видимой встречной парастихийной парой, и так далее.

Последовательности Фибоначчи соответствуют значения $t = 2$ и $J = 1$. Это дает следующую теорему, которую я называю **теоремой Адлера**:

Парастихийная пара (F_k, F_{k+1}) является видимой и встречной тогда и только тогда, когда d равно F_{k-2}/F_k или F_{k-1}/F_{k+1}, или находится между этими отношениями.

Мы уже знаем, что при возрастающем k оба отношения в теореме Адлера хорошо сходятся к $1/\tau^2$. Данное число принадлежит интервалу, определяемому этими отношениями. В частности, теорема гласит, что:

- пара (8, 5) является видимой и встречной тогда и только тогда, когда $d \in [3/8, 2/5]$;
- пара (13, 8) является видимой и встречной тогда и только тогда, когда $d \in [3/8, 5/13]$.

Именно поэтому в разделе 1.2 было сказано, что данная видимая встречная парастихийная пара содержит информацию о том, что расхождение находится в определенном интервале значений; экспериментальный результат был получен Ричардсом [635]. В качестве другого примера можно указать на то, что если видимая встречная парастихийная пара (21, 34) наблюдается на цветочках или семенах в соцветии подсолнуха, то мы знаем, что угол расхождения для этого соцветия очень близок к $360°(1/\tau^2)$, так как принадлежит интервалу [8/21, 13/34], или [137.14°, 137.65°]. Наоборот, если измеренные значения угла расхождения группируются вокруг 137.5°, то видимые встречные пары системы будут состоять из последовательных чисел Фибоначчи. Именно поэтому на рис. 2.1 мы наблюдали только видимые встречные парастихийные пары со вторичными числами, равными последовательным числам Фибоначчи.

Теорема, подобная теореме Адлера, может быть сформулирована для последовательности Люка, соответствующей $t = 3$ и $J = 1$ в последовательности нормального филлотаксиса. Обратите внимание, что значения $t = 1$ и $J = 1$ дают угол 222.5°, который является дополнением угла Фибоначчи до 360°. Ботаническое значение $J > 1$ заключается в существовании многопарных и мультимерных паттернов, представленных в разделе 6.4.2 и разделе 8.1, соответственно.

2. Для **последовательности аномального филлотаксиса**, то есть последовательности типа Фибоначчи

$$\langle 2, 2t+1, 2t+3, 4t+4, 6t+7, \ldots \rangle, \tag{2.2}$$

где $t \geqslant 2$ — целое число:

- пара $(2t+1, 2t+3)$ является видимой и встречной тогда и только тогда, когда d принадлежит интервалу $[t/(2t+1), (t+1)/(2t+3)]$;
- пара $(4t+4, 2t+3)$ является видимой и встречной тогда и только тогда, когда d принадлежит интервалу $[(2t+1)/(4t+4), (t+1)/(2t+3)]$, и т. д.

Общая форма конечных точек интервалов для нормального и аномального филлотаксиса выражается отношениями $F_k/JN_{t,k}$ и $N_{t,k}/(2F_kt + F_{k+1} + F_{k-1})$, соответственно. В пределе (при k, стремящемся к бесконечности), получаются **предельные углы расхождения** нормального и аномального филлотаксиса, то есть $360(J(t+\tau^{-1}))^{-1}$ и $360(2+(t+\tau^{-1})^{-1})^{-1}$ (см. таблицу 2.1). Во второй части книги мы узнаем, как образуются последовательности (2.1) и (2.2).

2.3.2. Полезные алгоритмы, связывающие d и (m, n)

Из основной теоремы можно вывести четыре алгоритма, которые позволят нам определять интервал значений d по видимой встречной парастихийной паре (m, n) и видимые встречные парастихийные пары (m, n) по значению d. Ниже приведены два из них. В приложении 4 описываются другие два. Умение пользоваться вычислительным алгоритмом поможет, в частности, легче усвоить методику практического распознавания паттернов, излагаемую в главах 5 и 7.

Алгоритмы:

Вычислительный алгоритм: известно d, определяются все видимые пары.

Диофантов алгоритм: известна видимая встречная пара, соответствующая любой последовательности, определяется интервал значений d (приложение 4).

Алгоритм свертки: известна видимая встречная пара, образованная вторичными числами из последовательностей нормального и аномального филлотаксиса, определяется интервал значений d.

Графический алгоритм: известно d, определяются видимые пары (приложение 4).

Снова примем $d = \tau^{-2}$, чтобы показать, как можно легко получить видимые встречные парастихийные пары, описанные в разделе 2.2, на сей раз используя вместо геометрических построений калькулятор.

Таблица 2.1. Примеры предельных углов расхождения для паттернов нормального и аномального филлотаксиса

Последовательность	Предельный угол расхождения
$\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	137.51° (нормальный, $J = 1$, $t = 2$)
$\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots\rangle$	99.50° (нормальный, $J = 1$, $t = 3$)
$\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots\rangle$	77.96° (нормальный, $J = 1$, $t = 4$)
$\langle 1, 5, 6, 11, 17, 28, \ldots\rangle$	64.08° (нормальный, $J = 1$, $t = 5$)
$\langle 1, 6, 7, 13, 20, 33, \ldots\rangle$	54.40° (нормальный, $J = 1$, $t = 6$)
$\langle 1, 7, 8, 15, 23, 38, \ldots\rangle$	47.25° (нормальный, $J = 1$, $t = 7$)
$\langle 2, 5, 7, 12, 19, 31, \ldots\rangle$	151.14° (аномальный, $t = 2$)
$\langle 2, 7, 9, 16, 25, 41, \ldots\rangle$	158.15° (аномальный, $t = 3$)
$\langle 2, 9, 11, 20, 31, 51, \ldots\rangle$	162.42° (аномальный, $t = 4$)
$2\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	68.75° (нормальный, $J = 2$, $t = 2$)
$2\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots\rangle$	49.75° (нормальный, $J = 2$, $t = 3$)
$3\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	45.84° (нормальный, $J = 3$, $t = 2$)

1. **Вычислительный алгоритм** (для определения видимых встречных парастихийных пар по величине угла расхождения). Предположим, что угол расхождения регулярной решетки $d = \tau^{-2}$. Для последовательных значений k = 1, 2, 3, 4, ... определим последовательность A дробей $(kd)/k$ для начальных членов, где (kd) — целое число, ближайшее к kd. Если $kd = I + 0.5$, где I — целое число, то выберем как I, так и $I + 1$. Последовательность A до $k = 21$ будет следующей (если в процессе дроби повторяются, выбираем только первую дробь):

$$\frac{0}{1}, \frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{7}, \frac{3}{8}, \frac{4}{11}, \frac{5}{12}, \frac{5}{13}, \frac{5}{14}, \frac{6}{17}, \frac{7}{18}, \frac{7}{19}, \frac{8}{21}.$$

Рассмотрим теперь целое число x, — первое, дающее $(xd) = 1$. В нашем случае $x = 2$, учитывая, что $2d \approx 0.76$ и что (0.76) равно 1. Затем расположим приведенные выше дроби в порядке возрастания и поместим

их последовательно между 0/1 и $(xd)/x = 1/2$, учитывая, что следующая дробь, которую нужно вставить в интервал (сначала 1/3, затем 2/5, и т. д.), является суммой Фарея двух предыдущих дробей (сумма Фарея для дробей p/q и s/t дает дробь $(p+s)/(q+t)$). Например, $1/3 = (0+1)/(1+2)$ $2/5 = (1+1)/(3+2)$ и т. д. Известно, что сумма Фарея двух дробей дает дробь, находящуюся между этими дробями. Мы получаем:

$$
\begin{array}{ccccccccccccccc}
 & & & & & & \frac{0}{1} & | & \frac{1}{2} & & & & & & \\
 & & & & & \frac{0}{1} & \frac{1}{3} & | & \frac{1}{2} & & & & & & \\
 & & & & & \frac{0}{1} & \frac{1}{3} & | & \frac{2}{5} & \frac{1}{2} & & & & & \\
 & & & & & \frac{0}{1} & \frac{1}{3} & | & \frac{2}{5} & \frac{3}{7} & \frac{1}{2} & & & & \\
 & & & & \frac{0}{1} & \frac{1}{3} & \frac{3}{8} & | & \frac{2}{5} & \frac{3}{7} & \frac{1}{2} & & & & \\
 & & & & & & & \vdots & & & & & & & \\
\frac{0}{1} & \frac{1}{3} & \frac{6}{17} & \frac{5}{14} & \frac{4}{17} & \frac{7}{19} & \frac{3}{8} & \frac{8}{21} & | & \frac{5}{13} & \frac{7}{18} & \frac{2}{5} & \frac{5}{12} & \frac{3}{7} & \frac{1}{2}.
\end{array}
$$

Последовательные знаменатели m и n двух дробей из последовательности A по обе стороны вертикальной линии, представляющей величину d, на каждом шаге процесса дают видимую встречную пару (m, n). Тогда найденные видимые встречные пары: (1, 2), (3, 2), (3, 5), (8, 5), (8, 13) и (21, 13). Последовательные знаменатели в каждом шаге дают видимые пары (например, (3, 8), (5, 12)). Если d — рациональное число p/q, то существуют две последовательности видимых встречных пар, учитывая, что точка p/q лежит на вертикальной линии. Если d — иррациональное число, как в данном примере, то существует только одна последовательность видимых встречных пар, причем каждая пара в последовательности образована последовательными числами Фибоначчи.

2. **Алгоритм свертки** (для определения интервала расхождения по видимой встречной парастихийной паре для случаев нормального или аномального филлотаксиса). Назовем **сверткой видимой встречной парастихийной пары** (m, n) пару $(m, n-m)$, если $n > m$, и пару $(m-n, n)$, если $m > n$ [2]. Известно, что свертка видимой встречной парастихийной пары дает видимую встречную парастихийную пару (см. приложение 4).

Предположим, что пара (19, 31) — видимая и встречная. Требуется найти интервал с конечными точками, знаменатели которых равны 19 и 31. Будем проводить последовательные свертки этой пары до тех пор, пока не

получим пару вида $J(t, t+1)$ или $(2t+1, 2t+3)$, найденную в частных видах теоремы:

$$\begin{array}{lll} (19,31) & \leftrightarrow & [13/31, 8/19]. \\ \downarrow (19,12) & \leftrightarrow & [5/12, 8/19] \uparrow \\ \downarrow (7,12) & \leftrightarrow & [5/12, 3/7] \uparrow \\ \downarrow (7,5), & \text{тогда } t=2 \text{ и } d \text{ принадлежит} & [2/5, 3/7] \uparrow \end{array}$$

Мы замечаем, что вторичные числа в данной паре являются последовательными членами последовательности аномального филлотаксиса $\langle 2, 5, 7, 12, 19, 31, \ldots \rangle$ и что пара (7, 5) имеет вид $(2t+3, 2t+1)$ при $t = 2$. Тогда мы запишем соответствующий интервал, то есть $[t/(2t+1), (t+1)/(2t+3)] = [2/5, 3/7]$, получаемый из теоремы, а затем найдем суммы Фарея для конечных точек, как мы делали выше. В результате определяем, что расхождение принадлежит интервалу [13/31, 8/19], или [150.97°, 151.58°], включающему угол предельного расхождения аномального филлотаксиса с $t = 2$, то есть угол 151.14° (см. таблицу 2.1). Если вторичные числа видимой встречной пары дают свертку вида $J(t, t+1)$, то мы находим суммы Фарея, начиная с интервала $[1/J(t+1), 1/Jt]$, полученного из теоремы для нормального филлотаксиса.

2.4. Объяснение спиромоностихии в *Costus* и *Tapeinochilus*

Спиромоностиха, называемая также винтовой моностихой, является разновидностью филлотаксисного паттерна, наблюдаемого на побегах таких растений, как *Costus* и *Tapeinochilus* (см. рис. 2.2.). Такой вид паттерна — подлинная загадка; в нем нарушается **аксиома Гофмейстера**, на которой основывается большинство моделей образования паттернов. Эта аксиома гласит, что каждый лист закладывается в наибольшем промежутке между существующими листьями или примордиями, и как можно дальше от них. В спиромоностихе, напротив, примордии закладываются близко друг к другу вдоль единственной (*моно*) спирали (*спиро*).

Другой проблемой, обнаруженной в *Costus*, была сильная изменчивость угла расхождения у одного экземпляра. Этот угол принимает значения между 1/8 и 1/3, то есть в интервале [45°, 120°]. Но Сноу [781] показал, что данные отклонения связаны с тем, что поперечные срезы были сделаны намного ниже апекса. Он измерил углы расхождения на двух апексах на уровне посадки листа № 1. Результаты были следующие (в градусах):

апекс 1: 45, 50, 46, 49, 49 — среднее значение 47.8,
апекс 2: 50, 47, 48, 46, 47 — среднее значение 47.6.

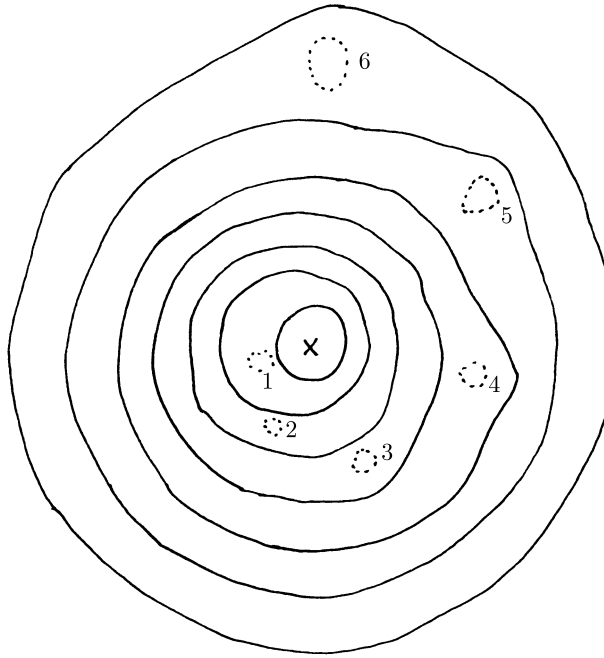


Рис. 2.2. Побег *Costus* с шестью листовыми примордиями; вид сверху

Среднее значение всех измерений — $d = 47.7°$. Существует единственное целое число t, такое, что $360/(t+1) < d < 360/t$ (это интервал для d, соответствующий случаю нормального филлотаксиса). Мы находим $t = 7$. Обратите внимание, что каждый из этих десяти углов находится в интервале [360°/8, 360°/7] = [45°, 51.4°]. Согласно частному виду основной теоремы для нормального филлотаксиса, пара $(t+1, t) = (8, 7)$ является видимой встречной парастихийной парой. Видно, что среднее значение также находится в интервале [360/8°, 360°(2/15)] = [45°, 48°], так что пара (8, 15) также является видимой и встречной. Угол, соответствующий последовательности $\langle 1, 7, 8, 15, 23, 38, \ldots \rangle$, равен 47.26° (см. таблицу 2.1); это значение близко к среднему значению всех измерений.

Следовательно, я предполагаю, что спиромоностиха, образуемая листьями на побегах *Costus* и *Tapeinochilus* — тип нормального филлотаксиса, определяемого последовательностью $\langle 1, 7, 8, 15, 23, 38, \ldots \rangle$. Причины,

по которым это не признавалось ранее, могли быть следующие: (1) интервал времени между закладкой двух последовательных листьев настолько велик, что на апексе побега всегда находится только один листовой примордий, тогда как другие, сильно удаленные, не являются частью апикальной меристемы [764]; (2) генетическая спираль — наиболее заметная глазу спираль, при условии, что расхождение листьев не более 47°; (3) для формирования явной системы (8, 7) необходимо не менее 15 примордиев.

Согласно Смиту, вследствие длительного временного интервала между закладкой примордиев, гипотетический конкурирующий фактор, который может управлять взаимным расположением листовых примордиев на апексе, должен ослабевать. Новый примордий всего лишь стремится расти в той части апикальной меристемы, которая наиболее благоприятна для его роста, независимо от положения предыдущих примордиев. Мы возвратимся к этому случаю в разделе 8.6, где будут проанализированы полученные данные.

2.5. Приближенная формула Бравэ

2.5.1. Цилиндрическая решетка

Братья Бравэ [75] интуитивно нашли приближенную формулу для угла расхождения. Формула, выражающая частную филлотаксисную дробь, имеет вид

$$d \approx (tu + sv)/(tm + sn), \tag{2.3}$$

где u, v, m и n — целые числа, представленные в основном виде теоремы, а t и s — целые числа, полученные из цилиндрической решетки Бравэ, применяемой в изучении филлотаксиса. Ниже будет дано определение данной решетки.

Еловую шишку, изображенную на рис. 2.3(1) можно представить в виде цилиндра. Поверхность цилиндра образуется линией (*образующей*), движущейся параллельно самой себе в трехмерном пространстве по окружности круга, который является основанием цилиндра. Разрезав поверхность шишки по образующей, представленной на рис. 2.3(2) осью Y и линией $X = 1$, и развернув ее на плоскость, получим цилиндрическое представление шишки. В этом представлении чешуйки изображаются в виде точек.

Предполагается, что такая решетка регулярна, то есть координаты (d, r) точки 1 достаточны для построения всей точечной решетки. Угол расхождения d является постоянным и определяется горизонтальным расстоянием

между любыми двумя последовательными точками на генетической спирали. Параметр r называется **возрастанием** и соответствует пластохронному отношению в центрическом представлении: это вертикальное расстояние между любыми двумя последовательными точками n и $n+1$ на генетической спирали. В цилиндрической решетке примордии равномерно распределяются в пределах вертикальной полосы с шириной, принятой за единицу, а парастихи изображаются как параллельные, равномерно распределенные прямые линии. Координаты точки $n = (nd - (nd), nr)$, где (nd) — целое число, ближайшее к nd. Абсцисса n называется **вторичным расхождением** точки n и принадлежит замкнутому интервалу $[-0.5, 0.5]$. (Расширение интервала значений вторичного расхождения до $[0, 1]$ может привести к путанице при определении видимых парастихийных пар.)

В данном представлении парастихийная пара (m, n) является встречной, если точки m и n находятся с разных сторон от оси Y. В вертикальной полосе точек с абсциссами в интервале $[-1/2, +1/2]$ **пара (m, n) является видимой**, если внутри треугольника, образованного точками 0, m и n, или на одной из его сторон не содержится других точек решетки [392]. Это определение видимой парастихийной пары равнозначно приведенному в главе 1 (см. также определение этого термина в глоссарии). Две точки m и n, ближайшие к началу координат, определяют явную пару (m, n). Эта пара видимая и встречная, и угол пересечения γ встречных парастих в паре ближе к 90°, чем угол пересечения в любой другой видимой встречной парастихийной паре системы.

2.5.2. Вывод формулы

На шишке (подобной той, что изображена на рис. 2.3(1)) невозможно найти междоузлия между чешуйками, как их можно увидеть между листьями на стебле. Но все же возможно определить филлотаксисную дробь следующим способом. Выберем чешуйку у основания шишки и присвоим ей номер 0. Затем пронумеруем чешуйки по теореме Бравэ (см. главу 1), зная, что шишка имеет контактную парастихийную пару (8, 5), где $m = 8$, $n = 5$. Последовательные чешуйки на 8-парастихе отличаются на 8 номеров, на 5-парастихе — на 5. Чтобы получить филлотаксисную дробь, мы должны пройти от чешуйки 0 к чешуйке, расположенной приблизительно над нулевой относительно оси шишки, например к чешуйке 21.

Чтобы лучше следовать за ходом рассуждения, перейдем к рис. 2.3(2), на котором изображена парастихийная пара (8, 5). Чтобы дойти до чешуйки (например, 21), мы должны пройти $tm + sn$ (=21) чешуек, исключая чешуйку 0, и сделать $((tm + sn)d)$ оборотов вокруг шишки (цилиндра);

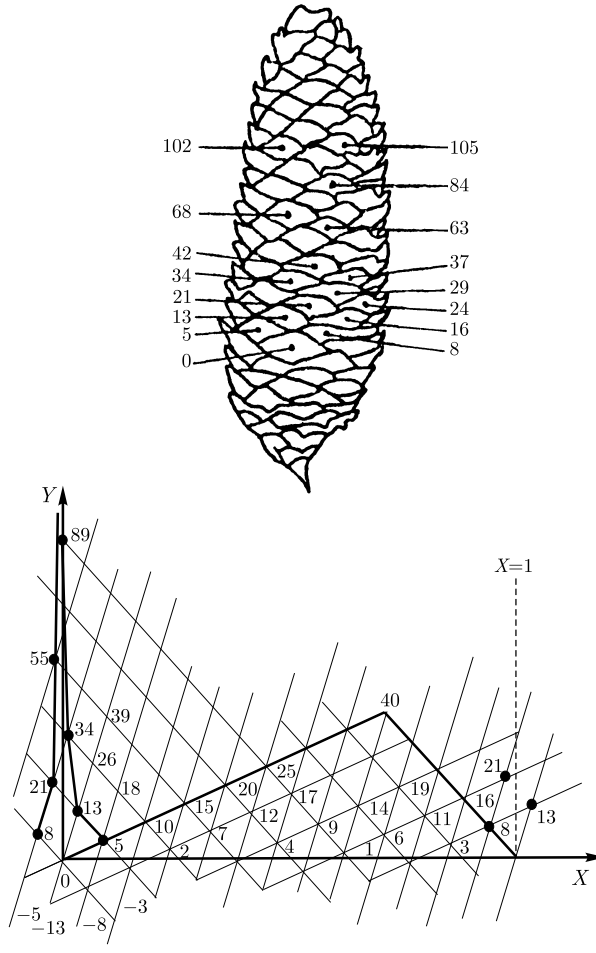


Рис. 2.3. (1). Еловая шишка, показывающая контактную парастихийную пару (8, 5) и пронумерованная согласно теореме Бравэ. (2) Плоское представление шишки, называемое цилиндрическим представлением, или решеткой Бравэ. Горизонтальная единица измерения — расстояние между двумя изображениями одной точки. Поскольку для построения решетки был выбран угол расхождения τ^{-2}, последовательные точки чередуются по обеим сторонам оси Y, в то же время приближаясь к ней

внешние круглые скобки означают целое число, ближайшее к $(tm + sn)d$. В случае чешуйки 21 получаем $t = 2$ и $s = 1$. Действительно, цилиндрическая решетка показывает, что для того, чтобы пройти от точки 0 к точке 21, мы должны сделать $s = 1$ шаг в направлении 5-парастих, от 0 до 5, и $t = 2$ шага в направлении 8-парастих, от 5 до 13 и от 13 до 21. В более общем смысле из этого следует, что полученная филлотаксисная дробь равна $((tm+sn)d)/(tm+sn)$. Но согласно основной теореме, d находится между u/m и v/n, так что $((tm + sn)d) = (tmd + snd) \approx (tm(u/m) + sn(v/n)) = = (tu+sv) = tu+sv$. Таким образом мы получили приближенную формулу.

Мы знаем, как определять u и v по диофантову алгоритму (приложение 4) или по алгоритму свертки, изложенному выше, начиная с соотношения $mv - nu = 8v - 5u = \pm 1$ или с пары (8, 5). Но из рис. 2.3(2) мы можем определить, что $v = 2$ и $u = 3$. Действительно, принимая во внимание, что $mv - nu = \pm 1$ (см. основную теорему) и что если 1 в выражении — это чешуйка номер один, то замечено, что для того, чтобы пройти от 0 к 1, должны быть сделаны $v = 2$ шага в направлении 8-парастих и $u = 3$ шага в направлении 5-парастих. Очевидно, существует и другой способ пройти от 0 до 1, если $u = 5$ и $v = 3$, но тогда $u/m = 5/8$ и $v/n = 3/5$, то есть величины, бóльшие чем 1/2, при которых угол расхождения не может попасть между значениями этих двух дробей, как того требует теорема. Наконец, дробь, найденная по формуле приближения, $(3t + 2s)/(8t + 5s) = 8/21$, имеет значение, принадлежащее интервалу [3/8, 2/5], и соответствует значению, которое теорема Адлера дает для пары (8, 5). Если бы вместо точки 21 мы выбрали точку 34, то получили бы приближенное значение 13/34 ($t = 3$, $s = 2$).

2.6. Задачи

2.1 (1) Выполните геометрическое построение спиралей на прозрачных подложках, упоминаемых в разделе 2.2, и попытайтесь начертить группы спиралей, которые содержали бы значения x, отличные от 1, 2, 3, 5, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 17, ... Заметьте, например, что значение 4 исключено из данной последовательности, так как семейство, соединяющее точки с номерами через 2, также должно соединять их через 4; то же самое можно сказать о спиралях, соединяющих точки через 3 и 6. Это связано с выбранным значением угла расхождения (τ^{-2}). Но обратите также внимание, что хотя значение 8 тоже кратно 2, оно не исключено из ряда, потому что спирали, соединяющие точки через 8, закручиваются во встречном направлении к спиралям, соединяющим точки через 2.

(2) Теперь наложите друг на друга любые две пленки со спиралями, закручивающимися во встречных направлениях, чтобы проверить, что единственные видимые встречные пары — образованные вторичными числами, которые являются последовательными числами Фибоначчи.

2.2 (1) Убедитесь, что, выполняя геометрические действия в задаче 2.1 с углом расхождения $360°(3 + 1/\tau)^{-1} \approx 99.5°$, мы получаем видимые встречные пары, образованные последовательными числами Люка. Что тогда представляет последовательность вложенных интервалов, содержащих значение $(3+1/\tau)^{-1}$? Сопоставьте знаменатели в последовательных интервалах с последовательными видимыми встречными парами.

(2) Сформулируйте теорему, подобную теореме Адлера, для последовательности Люка, обозначая через L_k k-е число Люка ($L_1 = 1, L_2 = 3, L_3 = = 4, L_4 = 7, \ldots$). Выведите, в частности, положение, утверждающее, что пара (4, 3) является видимой и встречной тогда и только тогда, когда расхождение принадлежит интервалу [90°, 120°], и что пара (4, 7) является видимой и встречной тогда и только тогда, когда угол расхождения находится в интервале [1/4, 2/7], а также что пара (11, 7) является видимой и встречной тогда и только тогда, когда расхождение попадает в интервал [98.18°, 102.85°]. (Чем больше последовательные числа в последовательности Люка, тем меньше интервал, сходящийся к 99.5°.)

(3) Докажите, что $(3 + 1/\tau)^{-1}$ находится во всех интервалах, упомянутых в (1). Подсказка: используйте факт, что $L_k = F_{k-1} + F_{k+1}$.

2.3 В регулярной решетке с $d = 105°$, или 7/24, определите первые шесть видимых встречных парастихийных пар, используя вычислительный алгоритм.

2.4 Если парастихийная пара (47, 29) — видимая и встречная, определите интервал значений для угла расхождения, используя или ответ к задаче 2.2, или диофантов алгоритм (приложение 4), или алгоритм свертки. Подсказка: для диофантова алгоритма найдите в ответе к задаче 2.4 (приложение 2) общий метод для решения диофантовых уравнений.

2.5 Рассматривая теорему для последовательности нормального филлотаксиса с $J = 1$, покажите, что когда видимая встречная парастихийная пара образована очень большими числами последовательности, то угол расхождения имеет значение, близкое к $1/(t+\tau^{-1})$, или предельному расхождению нормального филлотаксиса для $t \geqslant 2$. Обратите внимание, что когда t увеличивается, угол приближается к 0. Заметьте также, что сумма двух углов при $t = 1$ и $t = 2$ равна 1 (дополняющие углы). Покажите, что расхождение аномального филлотаксиса определяется как $(2 + (t + \tau^{-1})^{-1})^{-1}$ и что когда t возрастает, угол приближается к 0.5, то есть к 180°.

Глава 3

Иерархическое управление в филлотаксисе

3.1. Теория удвоений Лестибудуа – Болле

Основная теорема (глава 2), и в особенности ее частный вид, названный теоремой Адлера, может быть связана с ранее полученными результатами в анализе филлотаксиса и проиллюстрирована следующим образом. Снова рассмотрим рис. 2.3(2). Мы определили, что при продвижении вверх по схеме числа Фибоначчи данного филлотаксисного паттерна приближаются к оси Y и что этот эффект обусловлен величиной угла расхождения. (Мы наблюдали подобное явление на рис. 1.4 при движении вокруг отрезка PC.) Филлотаксисные дроби, которые могут быть найдены в этой системе, составляют последовательность 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, соответствующую циклам из 5, 8, 13, 21 листьев.

Теперь для каждого цикла спроецируем точки решетки на ось X. В случае цикла из 8 точек упорядоченный список точек, читая справа налево, примет вид 8-3-6-1-4-7-2-5, как показано на рис. 3.1. Тогда, чтобы насчитать 8 листьев, нужно следовать по генетической спирали, отмечая точки в их естественном порядке нумерации, и пройти полученный ряд почти 3 раза, перемещаясь направо и начиная с точки 1 (рис. 2.3(2) и 3.1). Таким образом, по рис. 3.1 мы можем определить, что филлотаксисная дробь системы равна 3/8. Числа m и n в двух последовательных циклах составляют видимую встречную парастихийную пару (m, n), а соответствующие им дроби являются конечными точками интервалов, определяемых теоремой Адлера.

Схема на рис. 3.1 иллюстрирует филлотаксисный закон Болле [64], описанный в его трудах по *Antriebe*. Линии, соединяющие последовательные уровни схемы, были названы линиями индукции (Вьет [846]). Линии индукции, как представлял Болле, проходят через последовательные циклы и инициируют лиственные паттерны. Филлотаксисный закон гласит, что «линии индукции, исходящие из цикла, разветвляются от нижних листьев

этого цикла, в то время как линии от верхних листьев продолжают свои пути без разветвления». Этот закон в точности повторяет закон удвоения Лестибудуа ([460], с. 84). Например, рассматривая цикл 3, 1, 4, 2, 5 на рис. 3.1, можно увидеть разветвления от листьев 1, 2 и 3, которые являются двойными узлами и «нижними листьями», присутствующими в предыдущем цикле. Более того, в следующем цикле имеется 8 листьев, так как листья 4 и 5 «продолжают свои пути без разветвления». Другими словами, если в цикле имеется n листьев, то листья этого цикла $x = 1, 2, 3, \ldots, p$, где $p < n$, присутствовавшие в предыдущем цикле, разветвляются на листья $x + n$ следующего цикла. Мы, таким образом, наблюдаем иерархию простых и разветвленных линий индукции. Иерархия иллюстрирует основную теорему главы 2 и представляет систему. Она обозначается $\langle 2, 3\rangle$, где 2 и 3 — соответственно, числа узлов на первых двух уровнях.

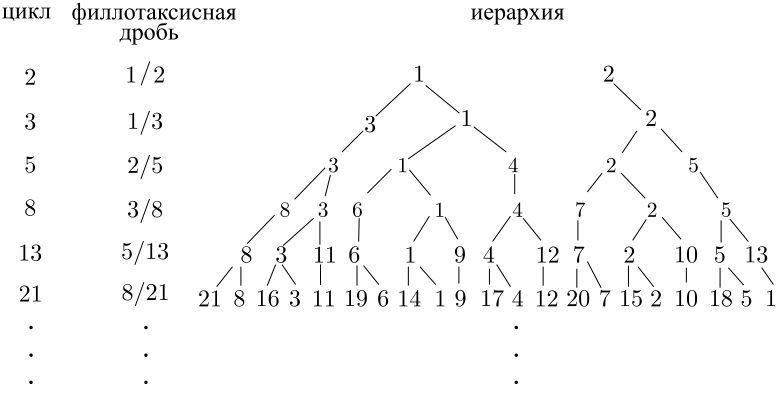


Рис. 3.1. Лиственный стебель или шишка, изображенная на рис. 2.3(2). Паттерн характеризуется главной последовательностью и может быть представлен в виде иерархической системы простых и разветвленных линий индукции. Иерархия обозначается $\langle 2, 3\rangle$, выражая число узлов на уровнях 0 и 1 иерархии. Порядок точек в каждом ряду определяет филлотаксисную дробь системы. Уровни связаны между собой согласно закону удвоения Лестибудуа – Болле

Вне зависимости от способа представления системы, узлы (листья) должны быть связаны питающей их сосудистой системой. Болле обнаружил удивительное совпадение между структурой сосудистой системы, связывающей жилки листьев, и линиями индукции в соцветии *Cephalaria*

семейства *Dipsacaceae* (см. рис. 3.2(1)). «Болле полагает, что почти у всех двудольных растений одна из двух семядолей (лист семени, содержащий питательный материал) является исходной точкой разветвляющейся линии индукции $\langle \ldots \rangle$, которая индуцирует первую пару листьев $\langle \ldots \rangle$. Если две ветви раздвоенной линии индукции имеют различные длины и углы наклона (перевершинивание), то в результате формируется чередующаяся система листьев $\langle \ldots \rangle$. Когда обе ветви удлиняются, то ветвь с меньшим наклоном остается простой, а другая снова разветвляется, до тех пор пока число листьев в цикле $(3, 5, 8, \ldots)$, характеризующее растение в процессе роста, не достигнет заданной величины» (Вьет [846], с. 77). Это напоминает теорию разбиений Клоса [119], основанную на явлении разбиения, которое, как он считал, происходит в большинстве случаев и согласно которому ось соцветия разбивается на две ветви, причем одна остается простой, а другая разбивается снова и снова.

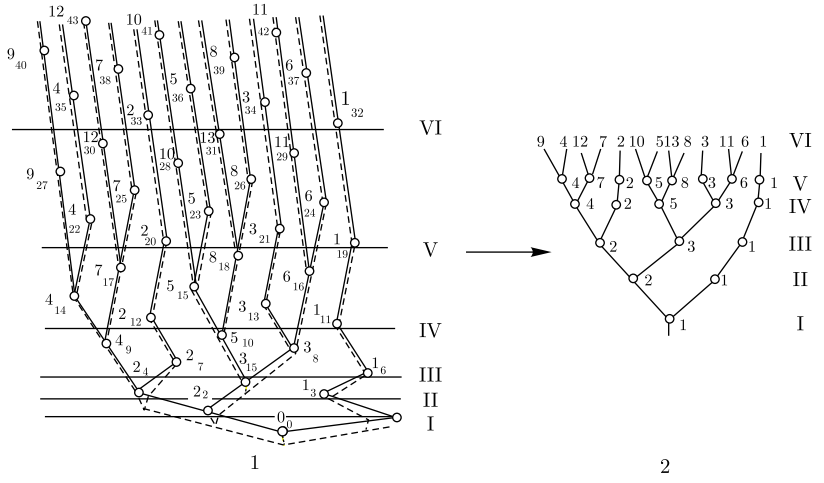
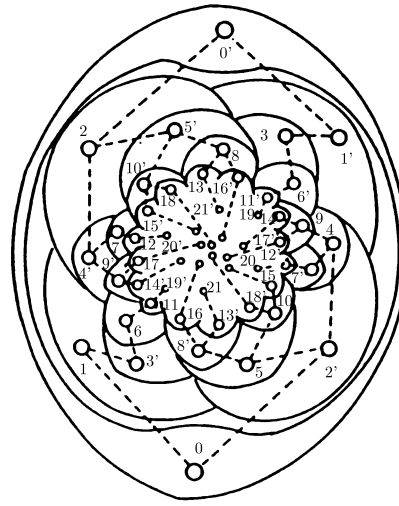
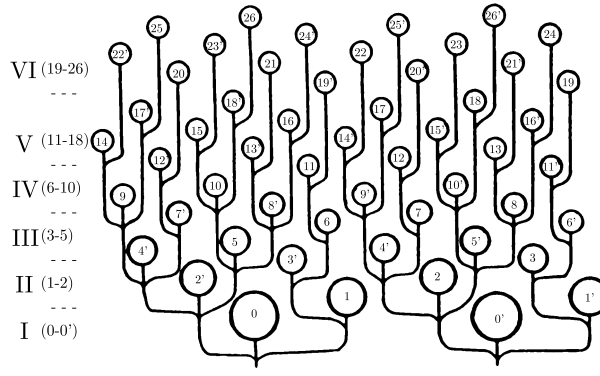


Рис. 3.2. (1) Пунктирные линии начерчены Болле для соединения жилок листьев. Жирные линии — линии индукции в системе чередующихся листьев соцветия *Cephalaria*. Маленькие цифры служат для нумерации точек. (Болле [64], с. 173, перерисован Вьетом [846].) (2) Иерархия схемы (1); она напоминает иерархию на рис. 3.1, учитывая, что в соответствующих циклах этих иерархий находятся одинаковые листья, отличается только порядок их расположения



1



2

Рис. 3.3. (1) Двуспиральное $2(2,3) = (4,6)$ соцветие. (Сабо [802], с. 21, перерисован Вьетом [846].) (2) Схема связей между примордиями в соцветии (Сабо [802], с. 29.)

В то время, когда Болле разрабатывал свою теорию, Сабо [802] представил морфологические и анатомические данные, на которых эта теория основывается (см. рис. 3.3). Вьет подтвердил эти данные: «в теории Болле расположение линий индукции, в частности распределение простых и двой-

ных линий, имеет фундаментальное значение. Для Сабо развилки пучков сосудов составляют критерий первостепенной важности». Болле рассматривает работу Сабо [802] как подтверждение обоснованности своей теории. Сабо пронумеровал прицветники и лиственные жилки соцветия *Cephalaria*, и исследовал способ, которым сосуды объединяются в пучки: некоторые прицветники соединяются посредством жилок только с одним прицветником, в то время как другие связаны с двумя. Простые и двойные соединения лиственных жилок распределяются по схеме, соответствующей схеме распределения разветвленных и простых линий индукции Болле.

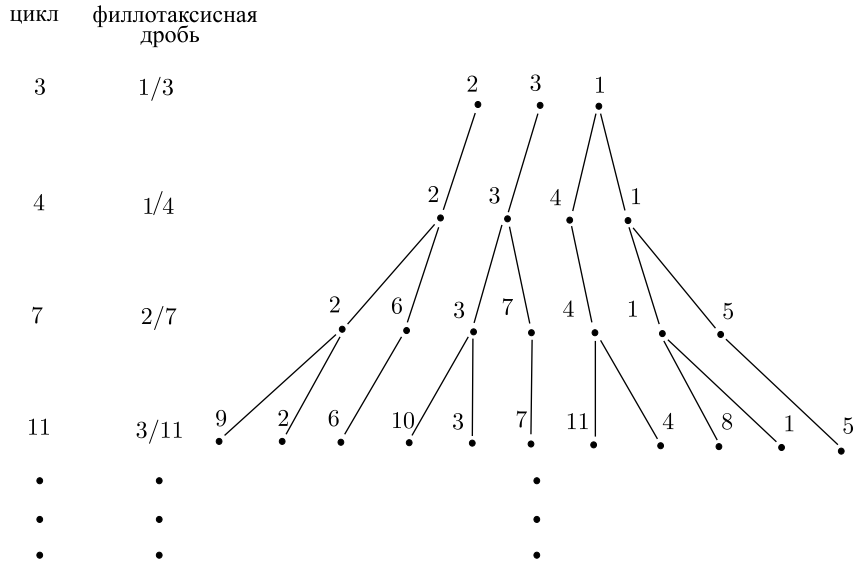


Рис. 3.4. Еще одна иллюстрация основной теоремы филлотаксиса и филлотаксисного закона Болле: иерархия $\langle 3, 4\rangle$ простых и разветвленных линий индукции. Последовательные циклы образуют первую дополнительную последовательность, а соответствующие ей филлотаксисные дроби — конечные точки интервалов, определяемых теоремой

Теория удвоений справедлива для любого типа спирального филлотаксиса. На основании этой теории можно строить иерархии простых и двойных узлов. На рис. 3.4 изображена иерархия $\langle 3, 4\rangle$ (с тремя и четырьмя узлами на первых двух уровнях), производящая последовательность

$\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots \rangle$, называемую первой дополнительной последовательностью, или последовательностью Люка. Болле показал, что данная теория применима в случаях перекрестных, двурядных и многопарных паттернов $J(m, n)$, где J листьев растут одновременно на одном уровне стебля, образуя J спиральных паттернов и J «генетических» спиралей. Болле полагал, что его подход «с помощью простого и единого принципа позволяет объяснять паттерны, которые рассматривались до сих пор как специфические или аберрантные случаи». Болле применял данный подход только к спермафитам. Для Лестибудуа ([460], с. 80) закон удвоения «в полной мере объясняет все законы филлотаксиса».

3.2. Теломная теория Циммермана

3.2.1. Первичные наземные растения

Согласно теории Циммермана [917], сосудистые растения развились из начальной дихотомически ветвящейся структуры посредством нескольких элементарных морфогенетических процессов. Дихотомическое ветвление — вероятно, самый примитивный паттерн роста растений. Пальмы, по мнению многих ученых являющиеся одними из древнейших цветковых растений и представляющие наиболее яркие примеры филлотаксисных спиральных паттернов, произошли от дихотомического предка. В настоящее время *Hyphaene thebaica*, в отличие от большинства пальм, имеет дихотомически разветвляющийся ствол. Но процесс ветвления, называемый «перевершиниванием» и представляющий собой разновидность дихотомического ветвления, вероятно, лежит в основе происхождения спиральных лиственных паттернов, наблюдаемых у пальмовых, и в целом у высших растений. Паттерн с **перевершиниванием** возникает, когда раздвоенная ветвь растет неравномерно и рост одного отвода превышает рост другого, при этом формируется главная ось растения. «Перевершинивание, возможно, было способом, которым морфологическая дифференциация и разделение функций были введены в систему теломов (дихотомических веточек), первоначально абсолютно подобных» (Фон Денффер [169]). Такой тип ветвления является одним из элементарных процессов в теломной теории Циммермана (рис. 3.5(1)). Он привел к образованию структуры современных растений (рис. 3.5(2)).

Первичные **теломы** — веточки псилофит. Псилофитовые являются древнейшими представителями наземных растений в отделе птеридофит. Самые примитивные члены этого порядка — *Steganotheca striata*, жившая 400 миллионов лет назад, и ее потомки рода риниевых — *Rhynia gwynne-*

vaughanii и *Horneophyton* (см. рис. 3.6(2)). Они имели дихотомически разветвленные стебли с единственной осевой протостелой, но были полностью лишены листьев и корней. Теломная теория Циммермана утверждает, что эти растения представляют тип примитивных сосудистых растений, от которых произошли все другие растения. В том же отделе представители порядка *Primofilices* показывают формы, следующие почти непрерывно от ранних наземных растений до морфологически сложных современных растений (см. рис. 3.6(3)). В частности, процесс так называемого осевого срастания (рис. 3.5(1)) лежал в основе эволюции сосудистой системы растений.

Теломная теория, на которую в значительной степени повлияли палеоботанические открытия, привела к фундаментальным изменениям в понятиях морфологии растений. Она завладела умами морфологов и палеонтологов и, как часто говорят, является единственным логически последовательным объяснением эволюции растений. Кассет [142] и Хагеман [293] придерживаются несколько иного мнения. Данная концепция охватывает рассмотрение всех сосудистых растений и поддерживает гипотезу, утверждающую, что дихотомически ветвящаяся зеленая водоросль (см. рис. 3.6(1)) является морским предком наземных растений.

3.2.2. Предки наземных растений

Теломная теория Циммермана предполагает, что дихотомическое ветвление ранних наземных растений произошло от разветвленных морских водорослей, которые использовали механизм ветвления апикальным раздвоением, и что как стебель, так и лист у высших растений сформировались, в частности, благодаря процессу перевершинивания. В начале 20-го столетия ботаник Черч [115, 116] предположил (позже к нему присоединились другие исследователи, такие как Корнер [124]), что объяснение замечательных филлотаксисных паттернов, встречающихся у высших растений, следует искать в море, у бурых морских водорослей, несмотря на то, что бурые водоросли не являются предками высших растений.

Как писал Черч ([115], с. 49), «современное оснащение наземных растений, хотя и является во многих случаях превосходно приспособленным к требованиям существующей окружающей среды, скорее всего появилось в ответ на комплекс совершенно иных стимулов». Корнер подчеркивает, что морские водоросли — единственные растения, которые могут дать ответ на вопрос о возникновении процесса филлотаксиса. Черч [114, 115, 116] полагал, что механизм филлотаксиса является одним из первых компонентов морской растительности и что так называемый феномен филлотакси-

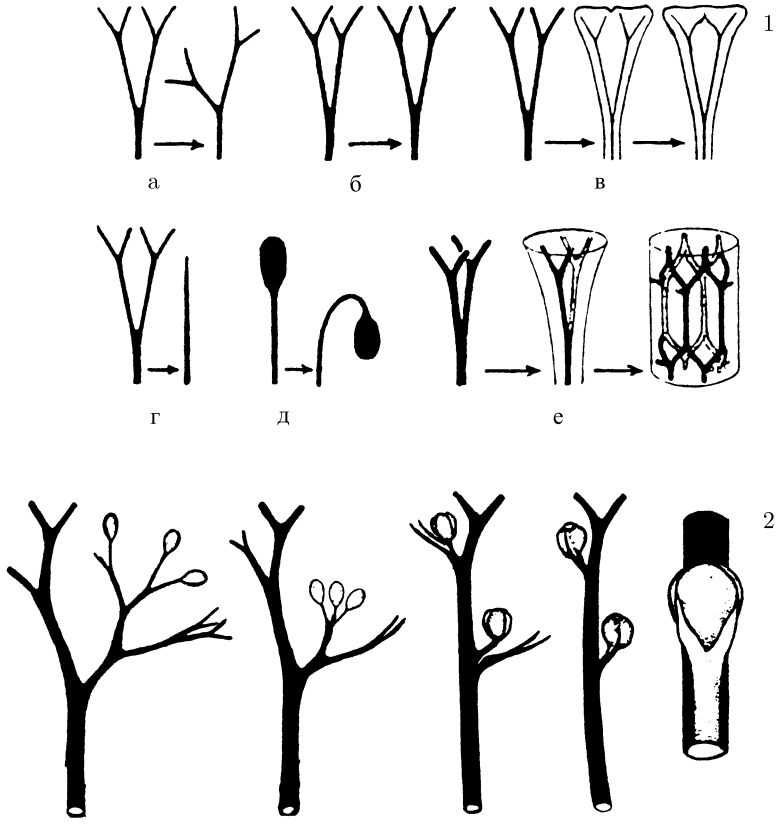


Рис. 3.5. (1) Элементарные процессы в теломной теории, ведущие к появлению сосудистых растений: (*а*) перевершинивание, (*б*) планация, (*в*) срастание в лист, (*г*) редукция, (*д*) рекурвация и (*е*) осевое срастание, посредством которого сформировалась сосудистая система растений. (Циммерман [917]). (2) Стадии эволюции, ведущие к перемещению спорангиев на стебли у *Psilotum* (Стюарт [798].)

са — всего лишь гиперболизация фито-бентических факторов. «Это особенно подчеркивается тем фактом, что растения бентоса развиваются в море, и именно с этих позиций нужно пытаться объяснить расположение листьев у наземных растений» (Корнер [124]). Допуская происхождение высших растений от водорослей, Фритш ([231], с. 42) писал, что «множество черт,

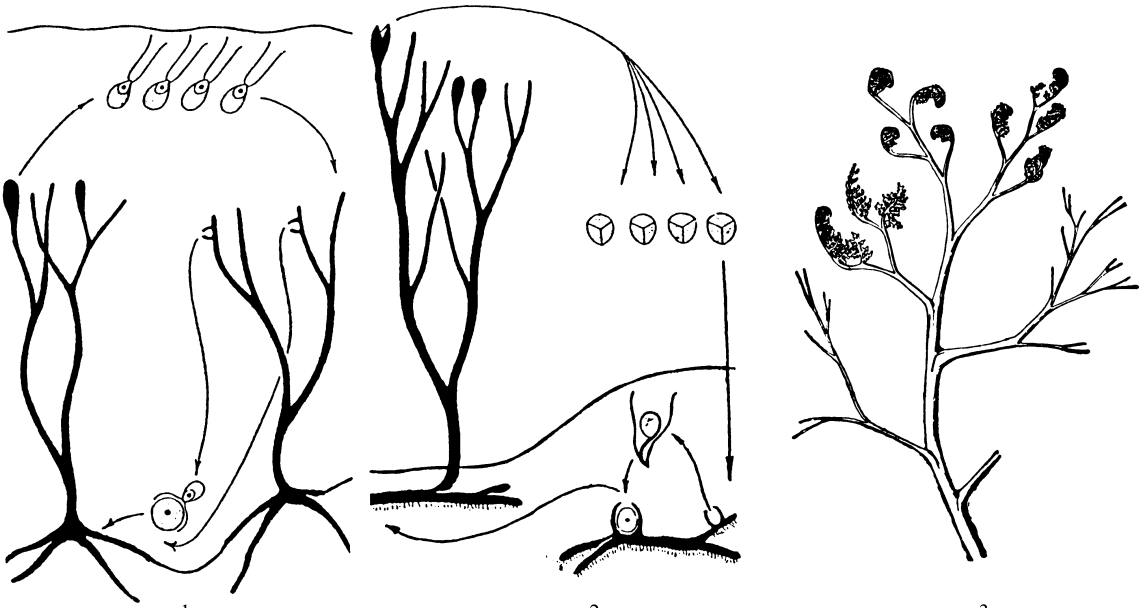


Рис. 3.6. (1) Водоросль — предполагаемый предок ранних сосудистых растений. (2) *Rhynia major*, первичное наземное растение. (3) Примитивная вайя *Protoptiridium hostimense* (девон). Источник: (1) и (2) — Стюарт [798]; (3) — Фон Денффер [169]

в морфологическом и анатомическом отношении общих у *Phaeophyta* и высших растений, — без сомнения, не что иное, как выражение общего эволюционного направления в царстве растений».

Следовательно, разгадку тайны филлотаксиса следует искать в морфогенезе морских водорослей, которые обладают основными признаками и примитивной организацией филлотаксиса Фибоначчи, хотя не имеют ни листьев, ни корней, ни настоящей сосудистой ткани и типичной апикальной меристемы. Филлотаксис, как обычно полагают, является средством, используемым наземными растениями для такого расположения листьев вокруг стебля, при котором в максимально возможной степени исключается их совмещение и образование тени, вследствие чего усиливается фотосинтез. Согласно Корнеру ([124], с. 87–90), филлотаксис начинается со строения апекса морских водорослей, имеющих гибкие, парящие в воде, стебли, совмещение которых не представляет собой проблемы.

Хорошо известно, что размер апекса является важным детерминантом лиственных паттернов Фибоначчи. Апикальная меристема сначала расширяется, а затем резко сокращается, когда из ее части формируется новый примордий, после чего расширяется снова, и, в зависимости от скорости расширения, может получиться возрастающий филлотаксис. Множество филлотаксисных моделей указывают на тесную взаимосвязь между размером апекса и скоростью образования примордиев. Увеличение размера апекса и уменьшение значения пластохронного отношения дает непрерывные ветвления и, таким образом, возрастающий филлотаксис, например от паттерна Фибоначчи (2, 1) к паттернам (2, 3), (5, 3) или более высокого порядка. С другой стороны, процесс ветвления морских водорослей происходит путем раздвоения апекса. Когда апекс вайи достигает определенного размера, он разделяется на два апекса.

На рис. 3.7 изображено тело, или вайя, бурой морской водоросли *Fucus spiralis*. Видна иерархическая структура разветвленных и простых линий, заметных также в развитии вайи у представителей семейства *Phaeophyceae*, таких как *Dictyota dichotoma* и *Cutleria multifida*. Черч [115] описал происходящий процесс следующим образом: «Поскольку бентическое растение развивает продольную ось как свой первый вклад в протобентон моря, а затем образует боковые веточки, по одной, в ритмичной последовательности, оно должно подчиняться правилу Фибоначчи. Наблюдение соматического строения видов семейства *Phaeophyceae* и отдела *Bryophyta* показывает, что данное правило действительно выполняется $\langle \ldots \rangle$. Если в таком пластичном и протоплазматическом организме прирост в одном направлении сопровождается компенсационным движением в противоположном направлении за счет роста для достижения равновесия, то установление последнего подра-

зумевает присутствие угла расхождения из последовательности Фибоначчи как неизбежное следствие ⟨. . .⟩. Симметрия Фибоначчи представляется выражением колебательного эффекта уравновешивания в двух измерениях».

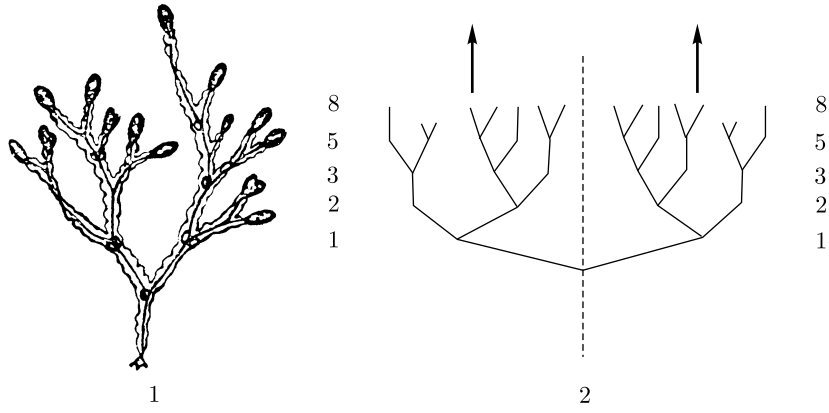


Рис. 3.7. (1) Тело (вайя) бурой морской водоросли. (2) Схематическое изображение вайи — многоуровневая система, полученная методом Хортона – Страхлера для упорядочивания разветвленных паттернов; видны ритмично происходящие раздвоения

3.2.3. Сосудистый филлотаксис

Изучение сосудистой системы позволяет выявить лежащие в ее основе процесс ветвления и иерархическое управление, или организацию филлотаксисных паттернов. Стерлинг [793] и Эзо [206], работавшие с образцами *Sequoia sempervirens*, а также Ганкел и Уэтмор [285], Жиролами [247] и Дженсен [408], исследовавшие, соответственно, *Ginkgo biloba*, *Linum usitatissimum* и *Kalanchoe tubiflora*, с помощью иерархий, подобных изображенным на рис. 3.8, иллюстрируют тесную связь между филлотаксисом и сосудистой системой. Не вдаваясь в спорную теорию акропетальной индукции листьев через лиственные жилки, филлотаксисные переходы могут быть описаны на основании данных анатомического анализа соединений пучков сосудов.

Согласно Ларсону [445, 446], сосудистый филлотаксис отражает реальное структурное значение общепринятых понятий, таких как ортостиха, последовательность Фибоначчи и онтогенетическая винтовая линия (гене-

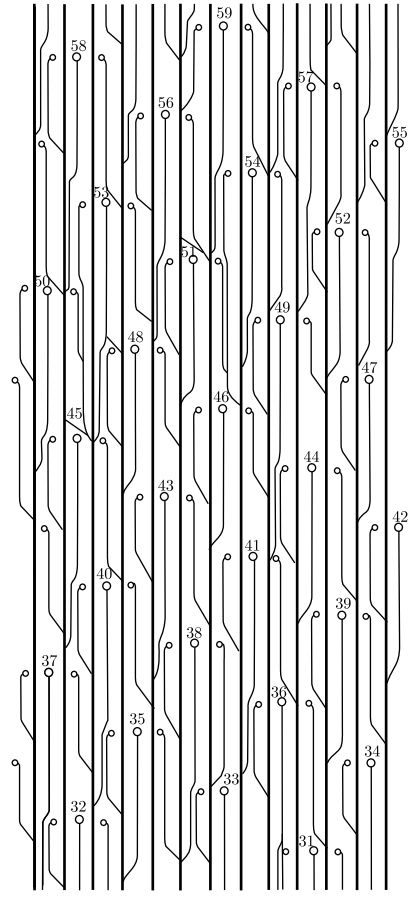


Рис. 3.8. Часть стебля *Kalanchoe tubiflora*; видны 13 сосудистых пучков, от которых отходят жилки листьев. От пучков (обозначенных жирными линиями и проходящих между ортостихами) отходят центральные жилки к листьям, отстоящим на 13 примордиев. Как видно, расхождение равно 5/13, что указывает на равенство между числом пучков и знаменателем филлотаксисной дроби, что имеет место у многих растений. Пары (2, 3) и (5, 3) — явные (Дженсен [408].)

тическая спираль), которые не являются абстракциями, «приклеенными» к растениям исследователями. Если в контексте внешней морфологии распо-

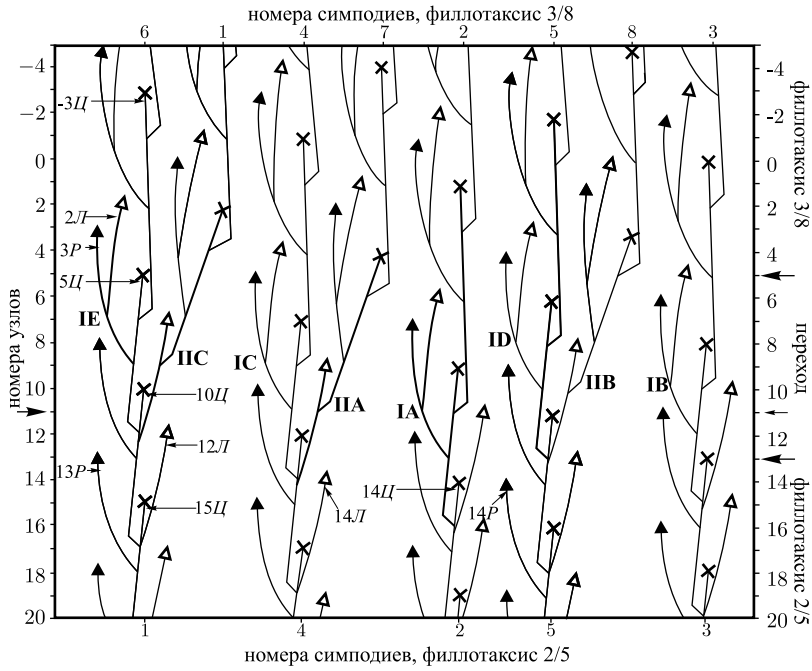


Рис. 3.9. Сосудистый цилиндр *Populus grandidentata* или *Populus deltoides*, изображенный на развернутой в плоскость поверхности. Три жилки, ведущие к каждому примордию, обозначены знаками: × (центральная жилка), черный треугольник (правая жилка), и белый треугольник (левая жилка). Переход от филлотаксиса 2/5 к 3/8 происходит в виде точного и систематического паттерна (Ларсон [445], с. 244.)

ложения листьев выражаться строго ботаническими терминами, то можно сказать, что ортостихи определяют листовые примордии, соединенные своими центральными жилками; ортостихи могут быть как вертикальными, так и сильно наклонными. Последовательность Фибоначчи «является важнейшим феноменом и обеспечивает удобный способ описания сосудистой системы». Генетическая спираль — «это ключевой элемент в объяснении сосудистой организации». Исследование Ларсона на образце *Populus* основывалось на анатомической экспертизе и анализе сосудистой системы, а также на контурах переноса углерода-14. Ларсон объяснил переходы от угла расхождения 2/5 к 3/8 и 5/13, определив места этих переходов в сосудистой

системе. Его схема (см. рис. 3.9) показывает изменения между двумя уровнями системы. Обратите внимание, что порядок листьев в нижней и верхней части этого рисунка те же самые, что и на рис. 3.1 и 3.2 (даже при том, что связи между двумя уровнями отличаются).

3.3. Перенос веществ в растениях

Разветвленность структуры филлотаксисных паттернов проявляется, кроме того, в феномене зонального переноса ассимилятов в растительных побегах, то есть транспорта веществ в определенные зоны растений в отличие от равномерного распределения. Этот феномен отчетливо виден на рис. 3.10, где листья имеют средний угол расхождения 136.7°. Этот рисунок иллюстрирует ограниченное движение помеченного углерода, введенного в донорный лист, в определенные зоны растущего побега. Три 8-парастих: 4-12-20, 1-9-17 и 6-14-22, соединяют листья, предположительно имеющие самые прямые сосудистые связи с донорным листом 0 (сосудистый филлотаксис (5,8)). Показан только основной паттерн листьев.

Интересно отметить, что листья 2, 5, 7, 8, 10, 13, 15, 16, 18 и 21 были затронуты $^{14}CO_2$ лишь частично. Это может быть связано с принадлежностью листьев к правой части иерархии (рис. 3.1), которая развивается под точкой 2 (связанной с точками 5, 7, 10, 13, 15, 18) и представляет собой часть целой иерархии, лишь частично подвергшейся воздействию ассимилята. Более того, примордии, имеющие наиболее прямые сосудистые связи с донорным листом 1, то есть примордии 4, 6, 9, 12, 14, 17, 20, 22, соответствуют части иерархии, развивающейся под точкой 1 (рис. 3.1). Картины распределения, показанные с помощью помеченных углеродом-14 ассимилятов, таким образом, можно прогнозировать на основе разветвленной структуры филлотаксиса.

Хо и Пил [339] продемонстрировали заметную связь между филлотаксисной конфигурацией листьев на побегах *Salix viminalis* и переносом меченых атомов между этими листьями. Они представили рисунок ([339], рис. 1), почти идентичный рис. 3.10, но только с десятью лиственными примордиями, пронумерованными иначе. Обозначив лист a_1 на их рисунке как лист 1 и другие листья — как листья 2, 3, 4, ... вдоль генетической спирали, можно убедиться в том, что, когда углерод-14 вводится в лист 6, листья 2, 5, 7 и 10 не показывают почти никакой активности углерода-14. Эти четыре листа также соответствуют правой части иерархии, изображенной на рис. 3.1, представляя филлотаксис (2, 3) растения. Ассимилят был перенесен от листа 6 к листьям 3, 4, 8 и 9 через лист 1 на левой стороне

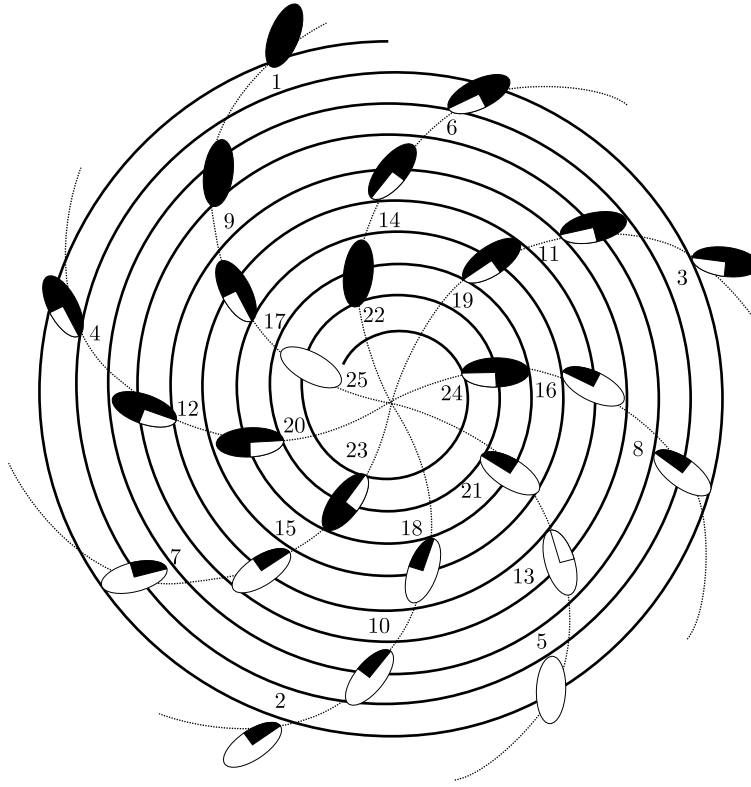


Рис. 3.10. Филлотаксис Фибоначчи, образованный листьями вокруг стебля яблони (перерисован из Барлоу [32]). Листу с углеродной затравкой присвоен номер 1, и последующие младшие листья пронумерованы, соответственно, 2. . . 25. Затравочный лист был подвергнут воздействию $^{14}CO_2$ в течение 1–2 часов. Схема транспорта может строиться по принципу «от листа к листу». Авторадиография поверхности листьев, проводимая в интервале от одного до нескольких дней после обработки, показала картину распределения ^{14}C. Листья, совмещенные в вертикальных рядах и расположенные наиболее близко к донорному листу, несут метку по всей поверхности. Листья на противоположной от донорного листа стороне стебля не получили помеченного ассимилята. Листья в смежных рядах получили метку в пределах небольшой части поверхности с одной или другой стороны от главной жилки, в зависимости от их положения на стебле относительно донорного листа. Лист 25 не был исследован

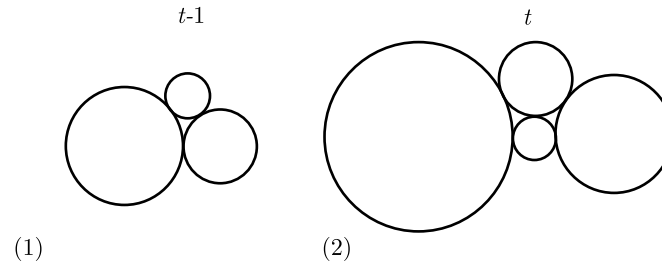


Рис. 3.11. Начальное расположение четырех примордиев цветочков в модели соцветия подсолнуха. Исходные примордии (1) выросли, и к ним добавился новый примордий (наименьший круг справа) (2). Если рисунок структуры в пластохроне t несколько повернуть, он совпадет с рисунком структуры в пластохроне $t-1$. Модель, таким образом, позволяет нам получать структуру в пластохроне t из структуры в пластохроне $t-1$ (Ван дер Линден [468]; разрешение на переиздание и приобретение авторского права, 1990.)

иерархии. Таким образом, авторы обнаружили два главных канала переноса меченых атомов.

Аналогичным примером может послужить побег подсолнуха, в котором картина движения ассимилята также очень зональна. В домашнем подсолнухе, «развившемся от разветвленных предков относительно недавно, резко выраженная зональность, возможно, отражает архитектурное ограничение, являющееся реминисценцией этих разветвленных предков» (Уотсон и Каспер [876]). Теория Циммермана не отрицает подобную точку зрения. При алгоритмическом воспроизводстве подсолнухов также могут наблюдаться имеющие зональный характер разветвленные структуры, то есть иерархии с простыми и двойными узлами.

3.4. Моделируемые иерархии

3.4.1. Модель Ван дер Линдена

Ван дер Линден [468] предложил простую модель образования соцветия подсолнуха. Эта модель предполагает начальное размещение нескольких примордиев цветочков. Механизм показан на рис. 3.11. В начале имеется три круга (рис. 3.11(1)), которые увеличиваются в размере согласно сигмоидальному закону роста $r_t = R(1+e^{c(t'-t)})^{-1}$. Здесь r_t — радиус округлого примордия t, R — максимальный радиус, который может иметь круг, c —

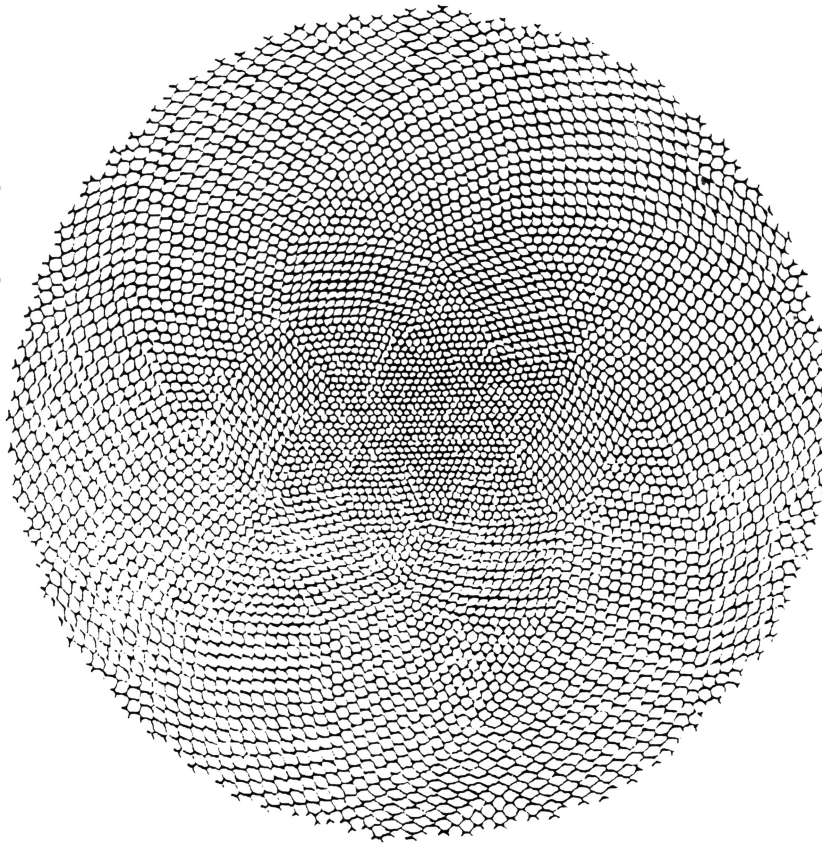


Рис. 3.12. Модель соцветия подсолнуха (89, 144), построенная без учета углов расхождения и пластохронных отношений (Ван дер Линден [468], разрешение на переиздание и приобретение авторского права, 1990.)

постоянная роста, t' — порядковый номер круга с радиусом $R/2$. Затем к системе добавляется примордий цветочка, так что структура в пластохроне t (пластохрон — это время, протекающее между закладкой двух последовательных примордиев) воспроизводит структуру в пластохроне $t-1$. То есть относительное расположение примордия $t-1$ и двух его ближайших соседей p и q должно повториться с примордиями t (добавляемым), $p+1$

и $q+1$. Но размеры других примордиев между $p+1$ и $q+1$ могут помешать контакту их обоих с примордием t.

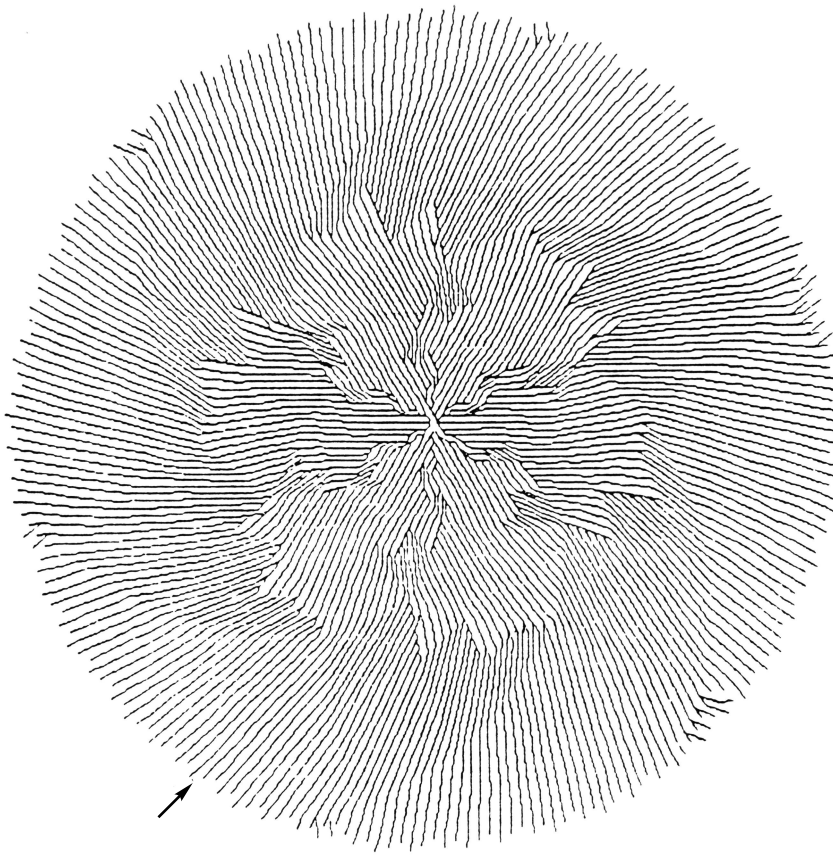


Рис. 3.13. Симметрия и скрытая структура модели, изображенной на рис. 3.12. Показаны раздвоенные и простые линии индукции и возрастание филлотаксиса от внутренней к внешней области (Ван дер Линден [468], разрешение на переиздание и приобретение авторского права, 1990.)

Именно поэтому модель определяет дополнительные правила, позволяющие нам выбрать между возможными местами размещения примордия

t между существующими примордиями. Механизм динамически управляет процессом развития от примордия к примордию, пока соцветие не воспроизводится полностью. Таким способом филлотаксис может возрасти, например, до любой пары последовательных чисел Фибоначчи. Из этого следует, что угол расхождения между последовательно закладываемыми примордиями может установиться вокруг предельного угла расхождения τ^{-2}, с любой степенью точности, по причинам, изложенным в главе 2.

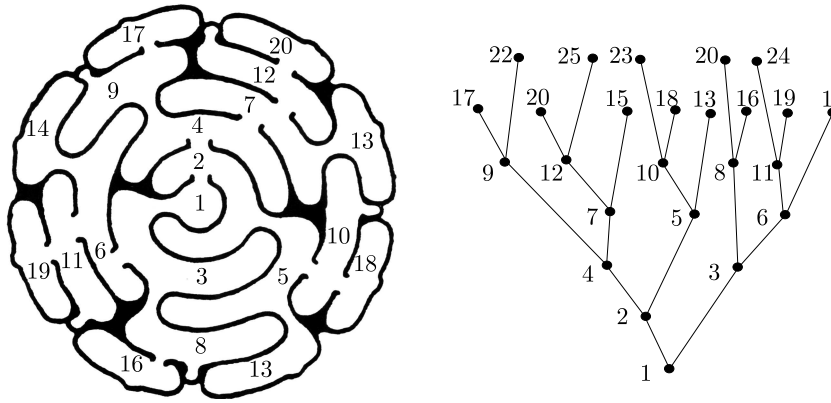
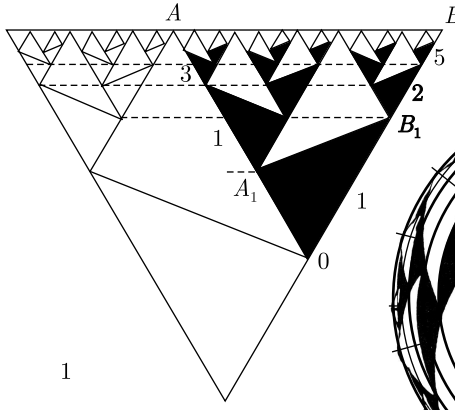
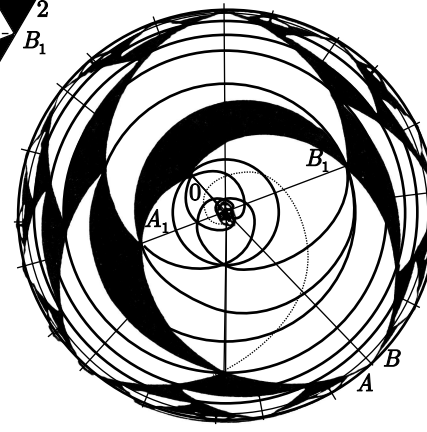


Рис. 3.14. (1) Иллюстрация простого механизма, использованного для получения филлотаксисных паттернов, образованных главной последовательностью. (Хермант [326]). (2) Иерархия простых и двойных узлов, которая может быть получена из схемы (1)

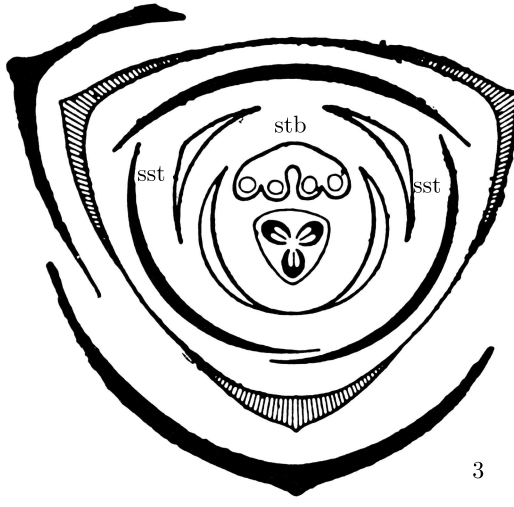
Существует вариант этой модели, основывающийся на подобии между коалесценциями мыльных пузырьков и агрегатами примордиев. Очевидно, подобная модель может быть использована для образования филлотаксисных паттернов с примордиями любой формы и на любой поверхности. Модель не затрагивает самую главную проблему филлотаксиса — механизм, определяющий первоначальные положения примордиев. Исходные конфигурации паттернов просто выбираются исследователем, что ведет к образованию той или иной структуры. На рис. 3.12, изображающем картину с 5 000 таких пузырьков, показан результат применения этого механизма: соцветие (89, 144), возрастающее до (233, 144) на периферии. Рис. 3.13 показывает симметрию, лежащую в основе данной структуры (рис. 3.12): разветвляющиеся и не разветвляющиеся линии, идущие от центра к пе-



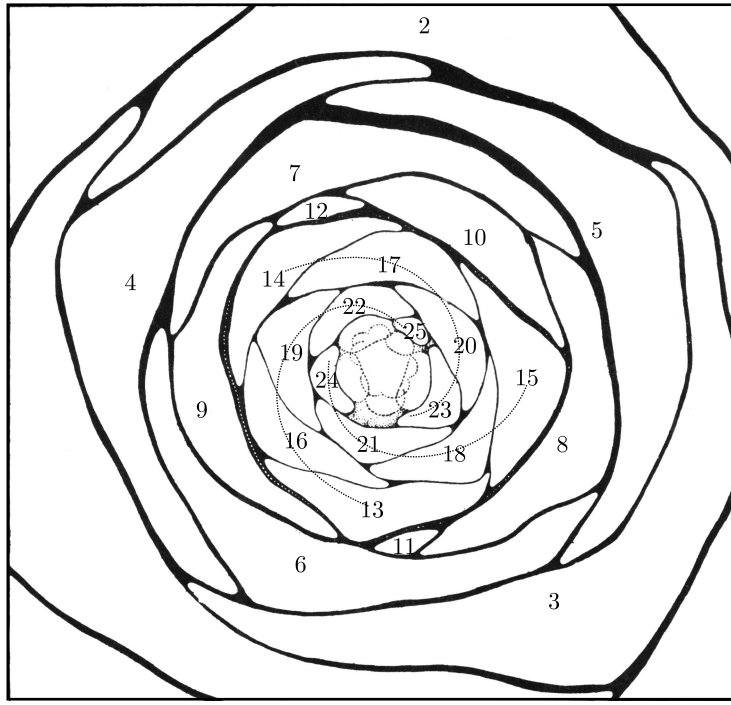
1



2



3



4

Рис. 3.15. (1) Иерархия конгруэнтных неравносторонних черных треугольников, представляющая уровни с последовательными числами Фибоначчи и показывающая организацию сложности изображений на следующих схемах. (2) Топологическое преобразование фрактала, полученного соединением точек A и B круговым движением вокруг точки 0. (3) Рисунок поперечного среза цветка *Kaempferia ovalifolia* семейства *Zingiberaceae*. (4) Поперечный срез лиственного побега *Saxifraga umbrosa*, имеющего филлотаксисную систему (3, 5). Источники: (1) и (2) — Хермант [327]; (3) — Фон Денффер [169]; (4) — Черч [114]

риферии соцветия (233 линии на периферии, начинающие разветвляться). Эти линии представляют связи между центрами кругов. Картина симметрии на рис. 3.13 легко может быть преобразована в древовидную структуру, то есть иерархию простых и двойных узлов, если развести в стороны две ли-

нии с обеих сторон от стрелки. Рисунок иллюстрирует принцип ветвления и зональности в подсолнухах.

3.4.2. Фрактальный принцип филлотаксиса

Для Херманта [326], архитектора по образованию, филлотаксис — чисто формальная задача, и главные архитектурные характеристики строения побегов растений, а также главные функции филлотаксиса, могут быть определены по схеме, подобной изображенной на рис. 3.14(1). Посредством двухступенчатого алгоритма данная схема может быть преобразована в систему последовательных колец. Из этой схемы мы легко получаем иерархию (рис. 3.14(2)), выражающую принцип разветвления надвое.

Рассмотрим фрактал на рис. 3.15(1), также предложеный Хермантом в ходе его работ по исследованию филлотаксиса. Слово *фрактальный* означает «дробный» или «фрагментированный». Фракталы образуют объекты, одинаково сложные как в малом, так и в большом масштабе, где часть идентична целому; размерности — большей частью дробные, и линия может полностью заполнить поверхность. Сущность фракталов заключается в том, что они являются самоподобными, то есть меньшие части представляют собой уменьшенные копии бóльших. Например, каждая ветвь на дереве напоминает миниатюрное дерево, имеющее ветви, которые тоже, в свою очередь, можно представить как еще меньшие деревья, и так далее. Никакое определение не может быть полностью точным; рекомендуем обратиться к книге Б. Мандельброта по фракталам ([507]) или иллюстрированной литературе по предмету (например, Барнсли [38]).

Хермант хотел показать, что простой принцип клеточного деления у растений является достаточным для объяснения сложных паттернов парастих в соцветиях подсолнухов и сосновых шишках. Три стороны наибольшего равностороннего треугольника делятся по правилу золотого сечения. То же проделано с тремя сторонами последующих равносторонних треугольников, полученных этим простым способом. Полученная схема напоминает треугольник Серпинского (см.: Барнсли [38]; Прусинкевич и Линденмайер [618], глава 8 «Фрактальные свойства растений»; а также Том [809]). Очевидно, по такой схеме можно довольно легко воспроизвести почки и цветы.

Действительно, иерархия неравносторонних черных треугольников (рис 3.15 (1)) немногим сложнее, чем иерархия на рис. 3.2, а в основе своей — то же самое. Когда точки A и B соединяются круговым движением, результат (рис. 3.15(2)) в некоторой степени напоминает знакомый поперечный срез вегетативной почки с ее листовыми примордиями (рис. 3.15(4))

и рисунок поперечного среза цветка, изображающий взаимное расположение органов цветка (рис. 3.15(3)). Дальнейшее исследование в этом направлении, возможно, даст более убедительные примеры.

Если дальше развивать иерархию по тем же самым правилам, она (например, рис. 3.1 и 3.4) становится фракталом, обладающим самоподобием филлотаксисных ветвящихся структур. Зависимость числа парастих от размера рассматриваемой области — другой занимательный аспект спирального филлотаксиса (см. рис. 1.4), связанный с фрактальной геометрией через свойство самоподобия (понятие, представленное в разделе 9.2). Модель аллометрического типа (см. главу 4), оперирующая пластохронным отношением, показывает фрактальную размерность 2 в филлотаксисных паттернах.

3.5. Иерархическое представление филлотаксиса

3.5.1. Иерархии с простыми и двойными узлами

В главе 1 было введено понятие центрического представления филлотаксиса. Во второй главе описывается цилиндрическое представление, которое будет использоваться в главе 4; дополнительные сведения о нем представлены в приложении 4. В предыдущих разделах настоящей главы мы увидели, что иерархическая (иначе — многоуровневая, или разветвленная) структура и представление примордиальных паттернов растений просматривается многими способами, — в эволюционной теории Циммермана и теории Сабо – Болле – Вьета, в морских предках первичных наземных растений. Филлотаксисные паттерны — выражение основополагающего и древнего механизма ветвления.

Далее будет сделано допущение, что каждая спиральная система может быть представлена иерархией. Иерархии, которые будут рассматриваться, включают в себя только простые и двойные узлы, дающие, соответственно, простые и разветвленные линии индукции. Узлы располагаются на уровнях $T = 0, 1, 2, 3, \ldots$. Иерархии на рис. 3.1 и 3.4 показывают ритмичное образование простых и двойных узлов. Интересно обратить внимание на то, что простой узел соединяется с двойным узлом, а двойной узел соединяется как с простым, так и с двойным узлом. Простой узел дает одну линию индукции (|), а двойной узел — две ($\bigvee$, разветвление).

Иерархическому представлению филлотаксисных паттернов с простыми и разветвленными узлами уделяется большое внимание в исследовательской работе Черча [114, 116]. Черч часто подчеркивал появление в филлотаксисе периодической последовательности единиц и двоек: 2 1 2 1 2 - 2 1 2 1 2 - 2 1 2 ... . Данная последовательность отражает основной ритм

роста, где ритм означает итерационный процесс, то есть периодическое повторение. Например, на рис. 3.1 и 3.4 изображены последовательности двойных (2) и простых (1) узлов на любом уровне. В ответе к задаче 3.1 (приложение 2) представлена последовательность пар точек (2) и отдельных точек (1) на каждом уровне. Черч [114] сравнивал филлотаксис с клеточным делением: «Правило расположения элементов более высокого цикла на предыдущем нижнем цикле заключается в методе разбиения их на последовательность в означенном порядке».

Это правило напоминает закон удвоения Лестибудуа (раздел 3.1), который акцентирует значение последовательности, состоящей из единиц и двоек (Лестибудуа [460], с. 85). Такая последовательность единиц и двоек также прослеживается в алгоритмах, разработанных для воспроизведения филлотаксиса Фибоначчи — например, алгоритмы Черча [114], а также Матая и Дэйвиса [516], позволяющие воспроизвести соцветие подсолнуха; алгоритм Франкуина [224] для моделирования разветвления побегов (см. Джан [360]); схемы Бердишева [49], объясняющие роль чисел Фибоначчи в мире растений; алгоритм Холланда [343] для воспроизведения клеточного деления; алгоритм Маккаллока для моделирования строения шишек (см. Килмер [424]) (см. задачи в разделе 3.6, в которых анализируются четыре из перечисленных выше алгоритмов).

В таких иерархиях точки или узлы даже не обязательно идентифицировать, как мы делали на рис. 3.1. Подобная идентификация полезна для прочтения филлотаксисных дробей, но в данной иерархии, как мы увидели, угол расхождения неявно выражается через теорему из главы 2. В иерархическом представлении видимые встречные парастихийные пары представлены числами узлов на любых двух последовательных уровнях, и такая пара показывает приближенное значение расхождения. Болле заявил, что «филлотаксисная организация сосудистой системы по существу неизменна и независима от контактных парастих, углов расхождения и блуждающих ортостих». Предполагается, что иерархии с простыми и двойными узлами выражают основные особенности, функции и структуры филлотаксисных паттернов, отражая формы их предков. В иерархическом представлении считается, что *филлотаксисные структуры суть частично упорядоченные системы взаимосвязанных элементов* (*примордиев*)*, взаимодействующих как единое целое*.

В большинстве методик исследования филлотаксиса, в цилиндрическом и центрическом представлении, угол расхождения считается основным параметром. Возрастание или пластохронное отношение просто устанавливают, какая из числа видимых встречных парастихийных пар системы является явной. Именно поэтому в недавно разработанных моделях (на-

пример, Торнли [817], Марзек [514]) учитывается только угол расхождения, определяющий видимые встречные парастихийные пары. Но некоторые модели даже не используют угол расхождения, также как он не учитывается в иерархическом представлении. Одна из таких моделей — модель Ван дер Линдена, которая рассматривалась выше. Тот же подход принят в разработанной Бурсилллом и Сюйдуном [91] модели укладки растущих дисков, в которой авторы устраняют потребность искусственного ограничения угла расхождения и в которой естественно возникает генетическая спираль.

Правила укладки дисков: 1) диски укладываются последовательно, как можно ближе к центру симметрии, касаясь по крайней мере двух ранее образованных дисков; 2) диски увеличиваются в радиусе непрерывно согласно правилу роста $G = f(n)$, где G — радиус n--го диска. На рис. 3.16 показана процедура с правилом $G = 0.5n$ и двумя положениями центра симметрии. Если центр симметрии находится в центре первого диска, третий диск имеет расхождение ближе к 99.5°, чем к 137.5°, и этот эффект распространяется на несколько следующих дисков, таким образом создавая паттерн, который в конечном счете сходится к углу расхождения Люка. Если же центр симметрии расположен строго между первыми двумя дисками, третий и последующие диски имеют угол расхождения ближе к 137.5°, и, соответственно, расхождение сходится к углу Фибоначчи. Произвольный выбор центра симметрии вызывает хаотическое поведение паттерна дисков.

3.5.2. Матрицы роста, L-системы и иерархии Фибоначчи

Для того чтобы получить такие иерархии и придать математический смысл слову «ритм», мы можем использовать матрицы роста и L-системы (эти системы изучаются например, в книге Хермана и Розенберга [324]). В филлотаксисе матрица роста определяется как квадратная матрица $C = (C_{ij})$ порядка $w = 2, 3, 4, \ldots$, где $0 < \sum\limits_i c_{ij} \leqslant 2$ для всех j. Элементы данной матрицы представлены только единицами и нулями, а ее направленный граф сильно связан (неразложимость матрицы). Далее представлены два примера матриц роста, но чтобы сделать примеры полностью понятными, мы должны сначала дать определения других терминов. Матрица роста порядка w производит язык, называемый L-системой (A, P, w_0), где A, называемое алфавитом, является набором w символов, обозначаемых как $a_1, a_2, a_3, \ldots, a_w$; w_0, или аксиома, — любая строка символов. Тогда P — функция для алфавита A:

$$P(a_j) = (a_1 * c_{1j})(a_2 * c_{2j})(a_3 * c_{3j}) \cdots (a_w * c_{wj}),$$

где * означает, что символ a_i принадлежит алфавиту $P(a_j)$ тогда и только тогда, когда $c_{ij} = 1$ при $j = 1, 2, 3, \ldots, w$. **Сильная связность** графа матрицы означает, что из любого символа в алфавите A можно получить любой другой, используя P.

Если $P(a_j) = a_i a_k$, то a_j называют **двойным узлом**.
Если $P(a_j) = a_i$, то a_j называют **простым узлом**.

Определение понятия матрицы роста C (элементы — только единицы и нули) означает, что мы имеем только простые и двойные узлы, учитывая двойственную природу филлотаксиса. Иерархия, производимая матрицей C, — последовательность $w_0, w_1, w_2, \ldots$ уровней $w_T = P(w_{T-1})$ при $T = = 1, 2, 3, \ldots$, где P ведет себя подобно гомоморфному отображению, то есть $P(a_i a_j) = P(a_i)P(a_j)$, и определяет связи между последовательными уровнями.

Чтобы показать, как матрица роста производит иерархию с простыми и разветвленными линиями индукции (или, иными словами, с простыми и двойными узлами), рассмотрим, каким образом иерархия на рис. 3.1 получается из матрицы роста

$$\begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{bmatrix},$$

если выбрана удобная аксиома w_0. Такая матрица известна в литературе как **Q-матрица**. Это матрица роста 2-го порядка, где сумма элементов в каждом столбце, по определению, больше 0 и меньше 3. Заметим, что последовательные степени Q^n при $n = 1, 2, 3, \ldots$ равны

$$\begin{bmatrix} F_{n+1} & F_n \\ F_n & F_{n-1} \end{bmatrix}.$$

Q-матрица производит алфавит с $w = 2$ символами, обозначаемыми a_1 и a_2. Правила P производства слов L-системы, основываясь на элементах матрицы, определяются как $P(a_1) = a_1 a_2$ и $P(a_2) = a_1$. (Второе правило обусловлено присутствием нуля во втором столбце матрицы.) Следует обратить внимание, что от a_1 мы можем перейти к a_2, а от a_2 мы можем перейти к a_1 посредством P. Данное свойство отражает «сильную связность» графа матрицы. Начиная с аксиомы, или слова, $w_0 = a_1 a_2$ на уровне $T = 0$ и применяя правила P, можно получить скелет иерархии, изображенной на рис. 3.1: на уровне $T = 1$ мы имеем три точки и строку $w_1 = a_1 a_2 a_1$, соединенную с $a_1 a_2$, как показано на рисунке, и на уровне $T = 2$ — пять

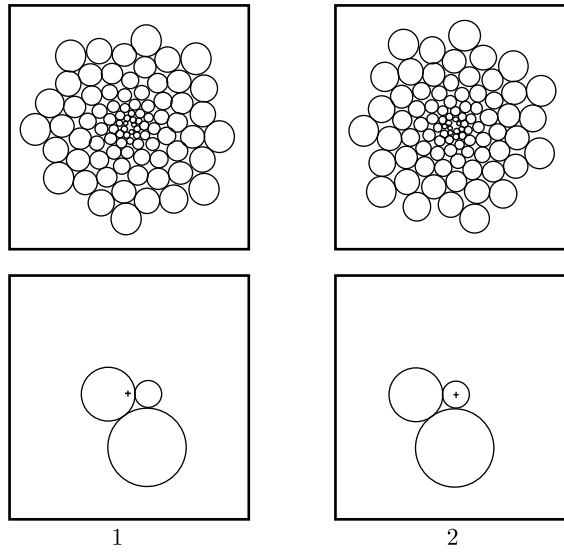


Рис. 3.16. Агрегаты растущих дисков, определяемые только положением первых трех дисков и выбором центра C. (1) Первые три диска с координатами центров $(0.75, 0)$, $(-0.75, 0)$ и $(0.75, -2)$ образуют закрученную против часовой стрелки генетическую спираль, филлотаксис (8, 13) и угол Фибоначчи. (2) Первые три диска с координатами центров $(0, 0)$, $(-1.5, 0)$ и $(0, -2)$ образуют закрученную против часовой стрелки генетическую спираль, филлотаксис (11, 18) и угол Люка (Оба рисунка из Бурсилл и Сюйдун [91].)

точек, полученных из точек на уровне $T = 1$; оба уровня соединяются, как показано на рисунке.

Иерархии, образованные только простыми и двойными узлами (простыми и разветвленными линиями индукции) и производимые Q-матрицей, содержащие по крайней мере один двойной узел на уровне 0, называются **иерархиями Фибоначчи**. Числа, соответствующие количеству узлов на последовательных уровнях такой иерархии, являются последовательными членами последовательности типа Фибоначчи $\langle n, m, m + n, 2m + n, 3m + 2n, \ldots \rangle$, где $n < m \leqslant 2n$. Иерархия обозначается как $\langle n, m \rangle$, где n и m, соответственно, представляют числа узлов на уровнях иерархии $T = 0$ и $T = 1$.

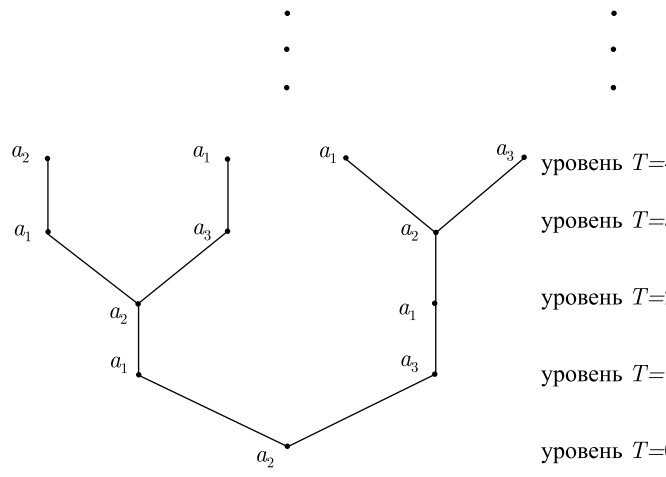


Рис. 3.17. Иерархия с простыми и двойными узлами, называемая сопровождающей иерархией 3-го порядка, которая производится сопровождающей матрицей порядка 3. Ритм иерархии $w = 3$

Первое неравенство означает, что на уровне 0 иерархии находится, по крайней мере, один двойной узел. Второе неравенство отражает тот факт, что иерархия образована только простыми и двойными узлами. Черч [116] заметил, что «никогда в парастихийной паре (n, m) не появляется число, более чем в два раза больше второго, принимая значения в пределах от (n, n) до $(n, 2n)$», так что всегда $n \leqslant m \leqslant 2n$. Случай $n = m$ касается кольцевых паттернов и будет рассмотрен в главе 8. Рис. 3.1 и 3.4 представляют иерархии $\langle 2, 3\rangle$ и $\langle 3, 4\rangle$ соответственно. Обе иерархии производятся с тем же самым алфавитом и теми же самыми правилами производства, но от различных аксиом: a_1a_2 в первом случае и $a_2a_2a_1$ — во втором случае.

Существует другой тип иерархии с простыми и двойными узлами. Сопровождающей иерархией порядка $w = 2, 3, 4, \ldots$ называется иерархия, производимая матрицей роста $C = (C_{ij})$, где $c_{1w-1} = c_{1w} = c_{21} = c_{32} = = c_{43} = \cdots = c_{ww-1} = 1$, а все остальные элементы равны нулю. Такая матрица роста известна как сопровождающая матрица, или матрица Фробениуса, в которой символ a_{w-1} в алфавите A — единственный двойной узел, а аксиома $w_0 = a_{w-1}$. На рис. 3.17 показана сопровождающая иерархия порядка $w = 3$, производимая матрицей роста

$$\begin{bmatrix} 0 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \end{bmatrix}$$

с $P(a_1) = a_2$, $P(a_2) = a_1a_3$, $P(a_3) = a_2$, и $w_0 = a_1$. Сопровождающая иерархия порядка 2 эквивалентна иерархии Фибоначчи $\langle 1, 2\rangle$.

L-система — это язык, или интерфейс, используемый для связи матриц роста с иерархиями и обеспечивающий производство этих иерархий из матриц. Сильная связность графа матрицы роста порядка w означает, что процесс, посредством которого иерархия производится, следует по ритмичному паттерну назад, после того, как произведено w уровней иерархии. Затем другие уровни производятся согласно тому же самому правилу, определяемому матрицей, так что система начинает проявлять ритм и образовывать петли. Иерархия может быть произведена двумя или более матрицами роста разных порядков. Наименьшее значение w называют преобладающим периодом ритма или просто **ритмом иерархии**.

В этой главе мы проиллюстрировали возможности применения основной теоремы на примере иерархий, или многоуровневых систем, и научились математически описывать и производить такие иерархии, которые являются значимыми для филлотаксиса, то есть иерархии с простыми и двойными узлами. Мы еще возвратимся к иерархическому представлению филлотаксиса в главе 6, чтобы использовать его в модели для образования паттернов, но не ранее чем познакомимся с методикой распознавания паттернов на основе продуктивной модели, анализируемой в главе 4 и применяемой в главе 5.

3.6. Задачи

3.1 (1) Вообразите дерево, на котором каждая ветвь растет согласно следующему правилу. Ветвь не производит новую ветвь в течение первого года своего роста. На второй год она производит новую ветвь, отдыхает в течение одного года, затем разветвляется снова, и так далее. Ствол и его удлинение рассматривается как ветвь. Постройте такое дерево и покажите, что для каждого года число ветвей равно числу Фибоначчи (Стейнхаус [792]).

(2) Организм имеет два состояния: детское (y) и взрослое (m). Одна единица времени затрачивается детским организмом (y), чтобы стать взрослым (m), и одна единица времени затрачивается взрослым организмом (m), чтобы произвести одного потомка (y). Взрослые организмы живут бесконечно долго. Исходя из того, что в момент времени $t = 1$ имеется

один взрослый организм (m), подсчитайте общие количества организмов в последовательных временных интервалах (Торнли и Джонсон [822]).

(3) Если взрослые организмы рассматриваются как материнские клетки, а детские организмы — как дочерние клетки, восстановите многоуровневую систему Бердишева [49], в которой клетки соединяются со смежными уровнями. Учтите, что на каждом уровне клетки сгруппированы в цепочки из единиц и двоек и что может быть восстановлена последовательность Черча 2 1 2 1 2 - 2 1 2 1 2 - . . ..

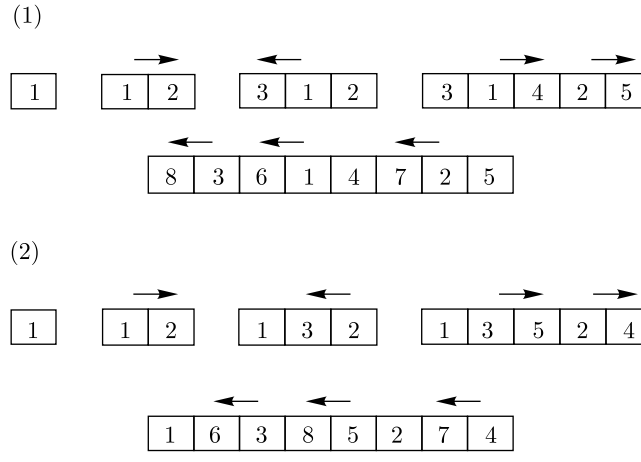


Рис. 3.18. Два процесса клеточного деления, производящие числа Фибоначчи. (Холланд [343].)

3.2 Клетка делится согласно схеме на рис. 3.18(1), где направление деления чередуется, начиная с правого деления. Каждая новая клетка пропускает одно поколение перед началом воспроизводства. Сравните последовательность чисел в каждом цикле этого процесса с последовательностью чисел в последовательных уровнях иерархии, изображенной на рис. 3.1, а также с последовательностью чисел, полученных радиальной проекцией точек с рис. 1.4 на окружность диска. Проведите подобное сравнение, если каждая клетка (кроме первой, которая делится один раз), делится два раза только при изменении направления, как на схеме рис. 3.18(2).

3.3 Килмер [424] описывает алгоритм Маккаллока для выращивания сосновых шишек и других плодов, показывающих последовательность Фи-

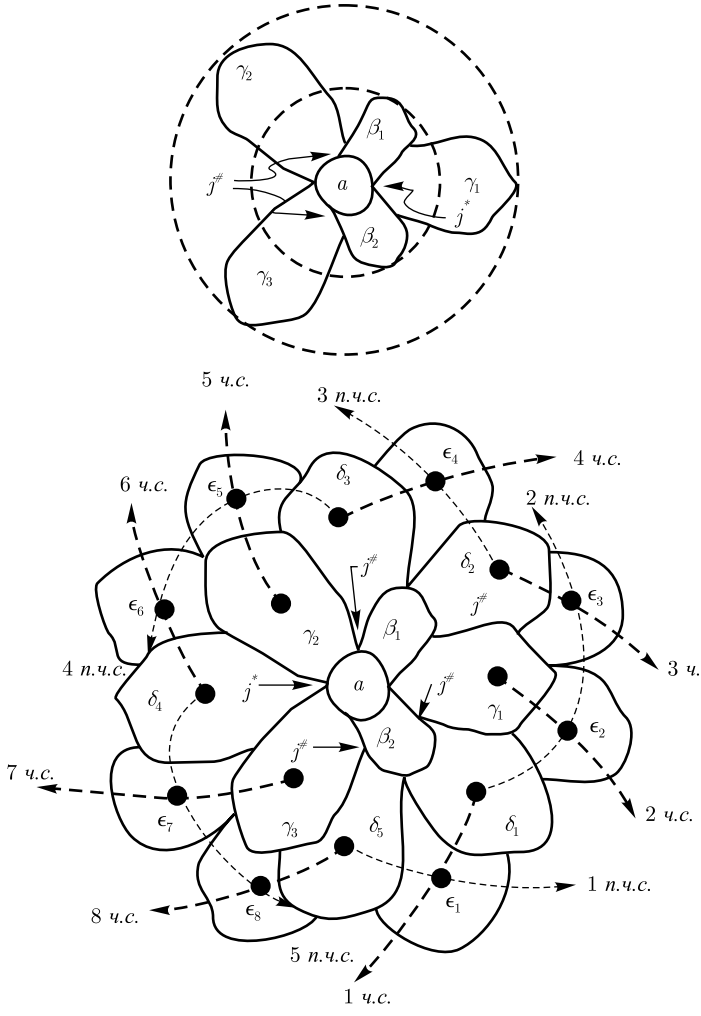


Рис. 3.19. Иллюстрация алгоритма Маккаллока, по которому морфология шишек сравнивается с клеточным делением и с иерархиями простых и разветвленных линий, определяемых двумя типами переходов между чешуйками (Килмер [424]; разрешение на переиздание и приобретение авторского права 1990)

боначчи (из посмертной публикации Маккаллока). На рис. 3.19 изображена шишка с филлотаксисом (8, 5). Сначала начерчен круг α, к которому добавлены две чешуйки β_1 и β_2. Чешуйки γ_1, γ_2 и γ_3 добавляются в переходах, образуемых предыдущими чешуйками. Существуют переходы j^* между двумя чешуйками одного уровня и переходы $j^\#$ между двумя чешуйками двух смежных уровней. Число чешуек каждого уровня равно числу Фибоначчи. На основании переходов восстановите последовательность Черча, состоящую из единиц и двоек. Плод (13, 8) позволил бы получить шестой уровень и последовательность 2 1 2 1 2 — 2 1 2, которая может быть экстраполирована из рисунка.

Глава 4

Модель аллометрического типа в филлотаксисе

4.1. Дифференциальный рост в апексе растения

Почти бесчисленное множество форм и размеров, встречающееся у живых организмов, обусловлено дифференциальным ростом. Это процесс, при котором форма организма и относительный размер его органов изменяются в ходе роста и развития. Лишь немногие организмы растут с одинаковой скоростью во всех направлениях, так что, как правило, начальные пропорции изменяются. Аллометрия — простейшее выражение дифференциального роста. Оно выводится из постоянного отношения степеней относительного роста двух переменных x и y: $dy(t)/y(t)dt = bdx(t)/x(t)dt$. Интегрирование приводит к обычной форме выражения для аллометрии: $y = ax^b$, где a и b — константы. Параметр b называется степенью аллометрии между переменными. На двойной логарифмической сетке данная формула представлена прямой линией с наклоном b, определяемой как $Y = \log y = b \log x + \log a = bX + c$.

Один из самых примечательных примеров аллометрии и один из первых описанных в литературе случаев аллометрии — это пример самца *Uca pugnax* (краба-скрипача), проанализированный Хаксли [348] и Томпсоном [815]. Экземпляры краба (401 штука) были распределены на 15 классов по весу. После измерения среднего веса x тела без большой клешни и среднего веса y большой клешни в каждом из 15 классов, было обнаружено, что вес клешни варьируется в пределах от 8.6% до 42.9% от веса тела. Для самок относительные веса не изменяются, в то время как для самцов $y = 0.0073x^{1.62}$.

Эта эмпирическая формула встречается в множестве эквивалентных форм во всех отделах биологии — от эмбриологии, таксономии и палеонтологии до экологии и зоологии, — между всеми видами переменных. Формула имеет отношение к логистическим формулам роста и знаменитой теории преобразований Томпсона [815]. Большой интерес к этой формуле связан, прежде всего, с ее простотой. Это наиболее универсальное выражение для

внутри- и межвидовых сравнений (см. Джан [380] общее введение в предмет аллометрии).

Хорошо известно, что дифференциальный рост оказывает сильное влияние на организацию и функционирование апекса растений. Согласно Уордлоу [866], положение и размер листовых примордиев в основе своей определяется генетически управляемым паттерном аллометрического роста. Однако теперь, с высоты аллометрических теорий можно сказать, что если в предыдущих исследованиях филлотаксиса и применялись методы математического или ботанического анализа, то очень редко. Дормер ([186], с. 468) писал, что «фактически ничего не известно относительно взаимосвязи дискретных переменных, и чуть больше — об их связи с переменными других классов. Удивительно, что предмет можно настолько запустить. По меньшей мере, можно было бы ожидать, что обширная литература по изменчивости меристем, особенно у цветов, могла бы способствовать развитию каких-либо исследований в области имеющихся взаимосвязей, но ничего значительного, кажется, так и не появилось. Трудно вообразить характер соотношений, которые могут открыться в результате подобных исследований, хотя числа Фибоначчи, вероятно, займут особенно заметное положение».

В настоящей главе выводится соотношение аллометрического типа между филлотаксисными параметрами.

В своей выдающейся книге Томпсон [815] жаловался, что прогресс в области филлотаксиса ограничивается изучением угла расхождения, представляющего касательное расположение листовых примордиев. Данная глава посвящена радиальному расположению примордиев. В ней предлагается математическая модель, включающая пластохронное отношение R и угол пересечения γ встречной парастихийной пары (m, n). В сочетании с основной теоремой, связывающей пару (m, n) и угол расхождения d, данная модель будет использована в главе 5 для практической оценки филлотаксисных паттернов.

4.2. Модель

4.2.1. Построение модели

На рис. 4.1 изображены n-парастиха и m-парастиха видимой встречной парастихийной пары (m, n), сходящиеся в точке mn на цилиндрической решетке (раздел 2.5). Точки n и m, расположенные по разные стороны от оси y, имеют координаты

$$(x_n, nr) \qquad \text{и} \qquad (x_m, mr), \tag{4.1}$$

где r — возрастание (см. раздел 2.5.1);

тогда вторичные расхождения точек n и m равны, соответственно:

$$x_n = v - nd \qquad \text{и} \qquad x_m = u - md, \tag{4.2}$$

где u и v так называемые **круговые числа**, то есть целые числа, ближайшие, соответственно, к nd и md, причем

$$nu - mv = \pm 1. \tag{4.3}$$

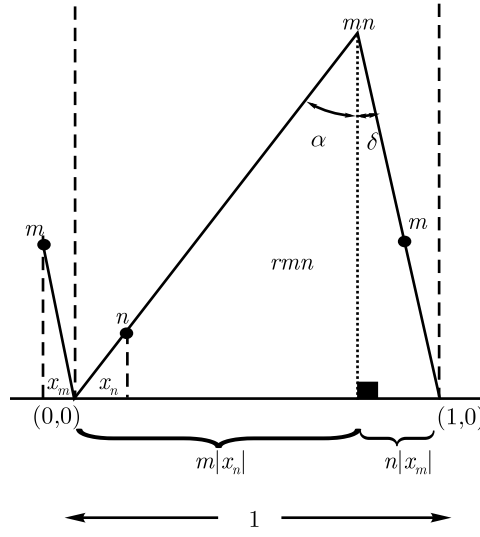


Рис. 4.1. Параметры, используемые в цилиндрическом представлении филлотаксиса. Изображены две встречные парастихи из пары (m, n), проходящие через точки m и n. Точки (0, 0) и (1, 0) представляют одну и ту же точку, а x_n и x_m — вторичные расхождения точек n и m

Абсциссы m и n имеют противоположные знаки. Из рисунка можно легко вывести, что

$$mnr^2 - r \operatorname{ctg} \gamma + x_n x_m = 0, \tag{4.4}$$

где $\gamma = \alpha + \delta$ — угол пересечения парастихийной пары.

Сравните эти соотношения с уравнениями (1.5) и (1.6). Обратите внимание, что уравнение (4.4) подобно уравнению (1.10). Посредством обычного соотношения

$$r = \ln(R)/2\pi \tag{4.5}$$

цилиндрическая решетка становится спиральной, или центрической, решеткой. Подстановка $\gamma = 90^\circ$ в (4.4) или (1.10) дает формулу Ричардса (1.11), то есть $\ln R = (-\Delta_n \Delta_m / mn)^{1/2}$, или $r = (-x_n x_m / mn)^{1/2}$.

Преобразуя уравнения (4.4) (или ур. (1.10)), мы легко получаем

$$r = [\operatorname{ctg}\gamma + (\operatorname{ctg}^2\gamma - 4mnx_n x_m)^{1/2}]/2mn. \tag{4.6}$$

В случае нормального филлотаксиса (см. последовательность (2.1)), где

$$m = J(F_k t + F_{k-1}) \qquad \text{и} \qquad n = J(F_{k-1}t + F_{k-2}),$$

$t = 2, 3, 4, \ldots$ и $J = 1, 2, 3, \ldots$, можно найти, используя формулу Бине ($F_k = [\tau^k - (-\tau)^{-k}]/\sqrt{5}$, или $F_k \approx \tau^k/\sqrt{5}$), что при больших k

$$x_m \approx (-1)^k/\tau^{k-1} J(\tau t + 1), \qquad x_n \approx (-1)^{k-1}/\tau^{k-2} J(\tau t + 1), \tag{4.7}$$

$$m \approx J\tau^{k-1}(\tau t + 1)/\sqrt{5}, \qquad n \approx J\tau^{k-2}(\tau t + 1)/\sqrt{5}. \tag{4.8}$$

В случае аномального филлотаксиса (см. последовательность (2.2)), где

$$m = 2F_{k-1}t + F_k + F_{k-2} \qquad \text{и} \qquad n = 2F_{k-2}t + F_{k-1} + F_{k-3},$$

мы получаем

$$x_m \approx (-1)^{k-2}/\tau^{k-2}(2\tau t + \tau + 2), \quad x_n \approx (-1)^{k-3}/\tau^{k-3}(2\tau t + \tau + 2), \tag{4.9}$$

$$m \approx \tau^{k-2}(2\tau t + \tau + 2)/\sqrt{5}, \quad n \approx \tau^{k-3}(2\tau t + \tau + 2)/\sqrt{5}. \tag{4.10}$$

Подстановка этих значений в уравнение (4.6) дает (Джан [373])

$$r = p(\gamma)(m + n)^{-2} \tag{4.11}$$

или, используя уравнение (4.5),

$$\ln R = 2\pi p(\gamma)(m + n)^{-2}, \tag{4.12}$$

где

$$p(\gamma) = \tau^3[\sqrt{5}\operatorname{ctg}\gamma + \sqrt{(5\operatorname{ctg}^2\gamma + 4)}]/2\sqrt{5}. \tag{4.13}$$

Искомая модель представлена уравнениями (4.11) или (4.12), в зависимости от используемого представления, и верна для любой последовательности типа Фибоначчи. Модель показывает явное соотношение между γ, r (или R) и $m + n$ и неявное соотношение между $m + n$ и углом расхождения d (определяемое основной теоремой). В отличие от механистических

моделей филлотаксиса, пытающихся управлять поведением параметров d и r, модель, описываемая уравнением (4.11), предлагает описание паттернов на основе r и (m, n), в силу тесной взаимосвязи между (m, n) и d.

Когда γ возрастает от 0 до 180°, величина $p(\gamma)$ монотонно уменьшается от ∞ до 0. Тогда при заданном r происходит монотонное уменьшение $m+n$. Для любой пары (m, n) и двух значений γ, симметричных относительно 90° (то есть $90 \pm x$, где x выражается в градусах), мы имеем

$$p(90 - x)p(90 + x) = \tau^6/5 = p(90)^2.$$

4.2.2. Интерпретация модели

Как подчеркивает Уордлоу [866], «для данного угла расхождения d контактная парастихийная пара (m, n) зависит от пластохронного отношения R и формы примордия» (то есть от угла γ). Уравнение (4.12) — общее алгебраическое выражение этого свойства; оно показывает взаимосвязь между этими параметрами. Чтобы установить данную взаимосвязь, мы должны выразить понятия о форме примордиев и контактных парастихийных парах более общими понятиями. В результате получится модель для распознавания паттернов, которая выражает соотношение между основными параметрами, связанными с апексом побега. Уравнения (4.11) и (4.13) управляют также динамикой цилиндрической решетки, подвергающейся гиперболическим преобразованиям (см. приложение 9) посредством изменения (m, n), d, r, γ и g (обхват цилиндра).

Уравнения (4.11) и (4.12) дают аппроксимации точных соотношений, существующих, соответственно, в цилиндрическом и центрическом представлениях (уравнения (4.4) и (1.10)). Эта аппроксимация была получена математически, то есть без использования алгоритмов компьютерной аппроксимации. Аппроксимация основывается на очень простом факте: для больших значений k имеем $F_k \approx \tau^k/\sqrt{5}$. Можно рассчитать, что процентная характеристика отклонений $s(\gamma) = 100|1 - r/r^*|$ между точным значением возрастания r^* в цилиндрическом представлении и значением возрастания r в модели при γ, лежащем в интервале (0°, 180°), имеет абсолютный минимум около 90°. Это удобно, учитывая, что мы рассматриваем именно явные парастихийные пары.

Лучшее возможное соотношение определяется явной парой. Если $\gamma = 90°$, то $p(\gamma) = \tau^3/\sqrt{5}$, и мы получаем выражения, соответственно, для центрических и цилиндрических решеток:

$$y = 5.16942x^{-2}, \tag{4.14}$$

$$y = 1.89443x^{-2}, \tag{4.15}$$

где $y = \ln R$ или $y = r$ и $x = m + n$. Если R и (m, n) такие, что уравнение (4.14) верно, то можно заключить, что встречные парастихи в паре ортогональны. При $\gamma = 121.43°$ аллометрическая линия проходит через начало координат; тогда мы имеем $r = (m + n)^{-2}$. В точности и надежности модели даже в случае паттернов, выраженных низкими вторичными числами (числа в начале филлотаксисных последовательностей (2.1) и (2.2)) можно убедиться, установив, что значения R, полученные из уравнения (4.14) и формулы Ричардса $\ln R = (-\Delta_n \Delta_m / mn)^{1/2}$, примерно равны (см. задачу 4.2).

Таблица 4.1. Значения $s(90°)$ в процентах и значения γ, при которых $s(\gamma)$ минимально для обычных паттернов $(m(k), n(k))$

(m, n)	$s(90°)$	$\gamma_{\min}$
(1, 2) (k=1)	0.868	98°
(2, 3) (k=2)	0.016	91°
(3, 5) (k=3)	0.049	94°
(5, 8) (k=4)	0.011	93°
(3, 4) (k=2)	0.271	86°
(4, 7) (k=3)	0.182	95°
(7, 11) (k=4)	0.023	92°
(4, 5) (k=2)	0.588	84°
(5, 9) (k=3)	0.288	96°
(9, 14) (k=4)	0.027	92°
(2, 5) (k=1)	3.02	130°
(5, 7) (k=2)	0.106	88°
(7, 12) (k=3)	0.117	95°

Кроме того, для заданного γ значение $s(\gamma)$ стремится к нулю, когда k возрастает, так что r асимптотически равно r^*. Для паттернов (1, 1) $s = 2.524\%$ и $s(m, n) = s(Jm, Jn)$. Для заданного k значение s увеличивается при растущем t: в пределе (в случае нормального филлотаксиса) значения s для $k = 1, 2, 3, 4, \ldots$ равны, соответственно, 100%, 2.52%, 0.87%, 0.016%, ... Из этого следует, что единственные значительные отклонения r от r^* происходят, когда $k = 1$: для паттернов (1, 3), (1, 4), (1, 5), $(1, 6)$, ... мы имеем, соответственно, $s(90°) = 5.61$, 10.97, 15.91, 20.28, ... В целом отклонение не превышает 1% для ортогональных пар. (См. таблицу 4.1, составленную для нормальных явных парастихийных пар

$(F_k t + F_{k-1}, F_{k-1} t + F_{k-2})$ при $t = 2, 3, 4$, и аномальных явных парастихийных пар $(4F_k + F_{k+1} + F_{k-1}, 4F_{k-1} + F_k + F_{k-2})$.)

В аллометрической формуле $y = ax^b$ подстановка $x = m + n$, $b = -2$ и $y = r$ или $y = \ln R$, дает уравнения (4.11) или (4.12), соответственно. Можно заключить, что для любого данного значения γ аллометрическая линия с наклоном -2 на двойной логарифмической сетке, получаемая из уравнения (4.11), содержит все типы спирального филлотаксиса, включая видимые встречные парастихийные пары (m, n), выражаемые низкими вторичными числами. В большинстве опубликованных рисунков по аллометрии число точек на графике, как правило, мало́ и стандарт качества графических изображений, по которым данное соотношение устанавливается, весьма низок. Итак, для заданного γ мы получили определенную линию, свободную от постоянной ошибки и содержащую бесконечное число точек.

Если на растительном побеге наблюдается видимая встречная парастихийная пара (m, n), пластохронное отношение R и угол пересечения γ парастих в паре, и если наблюдаемый угол расхождения между примордиями приближается к углу, соответствующему последовательности типа Фибоначчи $\langle \ldots, n, m, m + n, 2m + n, 3m + 2n, \ldots \rangle$, то

точка $(m + n, \log R)$ *находится на прямой линии с наклоном* -2

и угловым коэффициентом $2\pi p(\gamma) \log e$ на двойной логарифмической сетке. Кроме того, для любого данного γ и любой пары (m, n) значения r и $\log R$ могут читаться на бумаге с двойной логарифмической сеткой по линии с наклоном -2 и угловым коэффициентом $p(\gamma)$ и $2\pi p(\gamma) \log e$, соответственно.

Модель Уильямса – Бриттэйна ([895], см. приложение 5), по которой можно воспроизводить паттерны типов $(t,\ t + 1)$ и $(t,\ t)$ для разных значений γ, находится в согласии с моделью аллометрического типа. Уравнение (4.12) показывает, что если при заданном $m + n$ значение γ возрастает, то R убывает. Для заданного γ, если $m + n$ возрастает, R убывает. Результаты модели Уильямса – Бриттэйна показывают подобное поведение. Обе модели по значениям двух параметров из числа R, γ и $m + n$ позволяют найти третий, причем значения, вычисленные по обеим моделям, практически равны при определении R или γ и всегда равны, когда определяется (m, n) (используя соответствия в таблице 2.1). Найденные значения R или γ равны до многих десятичных разрядов, когда угол расхождения, найденный по модели Уильямса – Бриттэйна, близок к предельному углу расхождения, соответствующему (m, n), даже для низких систем, таких как (2, 1) и (3, 2).

Уравнение (4.12) выражает замечательное свойство симметрии. Показатель степени 2 является фрактальной размерностью группы филлотаксисных паттернов. Эта размерность определяет наклон линейной зависимости

между логарифмом площади диска и логарифмом его радиуса. Это означает, например, что, начертив на бумаге с двойной логарифмической сеткой поверхность соцветия подсолнуха в сечении, перпендикулярном к его радиусу, можно определить, что фрактальная размерность соцветия равна 2 (см. также замечания по данному предмету: Бурсилл и Сюйдун [92], Риго [648]).

4.3. Обобщенная формула Коксетера

Модель в уравнении (4.11) дает аппроксимацию значения r как функции видимой встречной пары (m, n) с углом пересечения γ. Она может использоваться для обобщеиния и аппроксимации формулы, называемой (Джан [378]) **формулой Коксетера**, которая была выведена при изучении ананасов. Эта формула записывается в виде

$$r = (F_k F_{k+1})^{-1/2} \tau^{-k-1/2}. \tag{4.16}$$

Она была установлена для последовательности Фибоначчи $\langle 1, 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$ (для которой $d = \tau^{-2}$) и ортогонального пересечения такой пары (F_k, F_{k+1}), что F_k и F_{k+1} являются соседями в начале цилиндрической решетки (определяя, таким образом, явную пару). Коксетер [129] пытался найти значение r, при котором три точки F_{k-1}, F_k и F_{k+1} будут ближайшими к 0, учитывая, что при таком значении r чешуйки ананаса шестиугольные, и в целом наблюдается три семейства контактных парастих, то есть две контактные парастихийные пары. Коксетер вычислил величину r, для которой пара (F_{k-1}, F_k) также является ортогональной, и затем выбрал «удобное значение» $r = 1/F_k \tau^k$, промежуточное между известными двумя значениями r.

Подставляя $\gamma = 90°$, $m = F_{k+1}$ и $n = F_k$ в уравнение (4.11), получаем $r = \sqrt{5}/\tau^{2k+1}$, и аппроксимация дает $F_k \approx \tau^k/\sqrt{5}$. Подстановка приближенного значения F_k в формулу Коксетера (4.16) позволяет получить то же самое значение r. Для ортогональной пары (F_{k-1}, F_k) эти две формулы дают $r = \sqrt{5}/\tau^{2k-1}$. Тогда «удобное значение» r выражается формулой

$$r = \sqrt{5}/\tau^{2k} \tag{4.17}$$

и аппроксимирует «удобное значение», полученное Коксетером.

Тот же процесс определения «удобного значения» r может быть выполнен посредством уравнения (4.11) при любых двух контактных парастихийных парах. Рассмотрим последовательность типа Фибоначчи

$$\langle a, b, a + b, 2b + a, \ldots, n = F_{k-1} b + F_{k-2} a, m = F_k b + F_{k-1} a, \ldots \rangle$$

и значение d, соответствующее этой последовательности (см. таблицу 2.1). Когда пара (m, n) ортогональна,

$$r = \tau^3/\sqrt{5}(m+n)^2 = \sqrt{5}/\tau^{2k-3}(\tau b + a)^2; \tag{4.18}$$

и если $a = 1$ и $b = t$, то

$$r = (mn)^{-1/2}\tau^{-k+3/2}/(\tau t + 1) \tag{4.19}$$

является формулой, которая обобщает уравнение (4.16) (подстановка $t = 1$). Для трех соседей $m - n, n, m$ начала решетки значение r приблизительно определяется как

$$r = \sqrt{5}/(\tau a + b)^2\tau^{2k-4}. \tag{4.20}$$

Подстановка $a = b = 1$ в уравнение (4.20) дает уравнение (4.17).

4.4. Вывод филлотаксисного индекса Ричардса

Одно из частных решений уравнения (4.12) дает филлотаксисный индекс Ричардса [636]. Этот индекс — странное выражение вида

$$\text{P. I.} = 0.379 - 2.3925 \log\log R, \tag{4.21}$$

относящееся строго к последовательности Фибоначчи. Несмотря на данное ограничение, этот индекс, предназначенный для практической оценки паттернов, все еще используется в настоящее время. Этот индекс считается одним из символов веры ботаников. Одна из причин этому — достаточно убедительное, но малопонятное описание индекса, представленное Ричардсом. В данном разделе рассматривается историческая важность индекса и новаторской работы Ричардса в целом. Кроме того, здесь будет показано, что индекс может быть выведен из уравнения (4.12), которое не ограничивается только последовательностью Фибоначчи, а может быть использовано для работы с любым паттерном типа Фибоначчи и даже с кольцевыми паттернами.

Рассмотрим последовательность нормального филлотаксиса $\langle 1, t, t + 1, 2t + 1, 3t + 2, 5t + 3, \ldots\rangle$ с общими членами $m = F_k t + F_{k-1}$, $n = F_{k-1}t + F_{k-2}$ и ортогональными встречными парастихийными парами (m, n), $(m, m + n)$ с соответствующими пластохронными отношениями $R(m)$, $R(m + n)$. Если $m(t)$ и $n(t)$ — высшие вторичные числа (для больших k), то из уравнения (4.12) с $\gamma = 90^\circ$ легко получаем

$$[\log\log R(m) - \log\log R(m+n)]/\log\tau^2 \approx 1.$$

Обозначим $x(m)$ как

$$x(m) = 1 - [2.3925 \log(m^2/5.169)],$$

где $[\cdot]$ — дробная часть значения; 2.3925 — значение отношения $1/\log \tau^2$; 5.169 — приближенное значение $2\pi\tau^3 \log e/\sqrt{5}$, полученное из уравнения (4.14) для ортогональной парастихийной пары. Тогда величина y в следующем выражении (почти) всегда равна целому числу:

$$y = x(m(t)) - 2.3925 \log\log R(m(t)). \tag{4.22}$$

Для последовательности Фибоначчи $(t = 2, F_k)$ и первой дополнительной последовательности, или последовательности Люка, $(t = 3, L_k)$ мы имеем, соответственно,

$$y_1 = 0.379176 - 2.3925 \log\log R(F_k),$$

$$y_2 = 0.706900 - 2.3925 \log\log R(L_k).$$

Мы узнаем P. I. в выражении y_1. Этот индекс имеет другие формы, известные Ричардсу, которые также могут быть выведены из модели, дающей

$$y = 4.785 \log(m + n) + x(m) - 1.707,$$

где 4.785 — значение отношения $1/\log \tau$. Для последовательностей Фибоначчи и Люка получаем, соответственно, выражения

$$y_1 = 4.785 \log F_k - 1.327734221,$$

$$y_2 = 4.785 \log L_k - 1,$$

представляющие собой две параллельные прямые линии, дающие целое число y как функцию $\log F_k$ и $\log L_k$, соответственно.

Из уравнения (4.19) мы находим

$$\log R = 2\pi(mn)^{-1/2}\tau^{-k+3/2}/(\tau t + 1) \log e, \tag{4.23}$$

и для последовательности Фибоначчи (m и n — функции k)

$$\log R = 2\pi(F_k + 2F_{k+1})^{-1/2}\tau^{-k-1/2} \log e,$$

то есть $\log R = 1.68646192(0.6180339892^{2k-1}/F_{k+2}F_{k+1})^{1/2}$ — формула, введенная Ричардсом ([636], с таким же большим числом десятичных знаков), работавшим с углом Фибоначчи и ортогональными парастихийными

парами Фибоначчи в центрическом представлении. (Уравнение (4.12) было получено из цилиндрического представления.) Из уравнения (4.23) мы получаем для последовательности Люка

$$\log R = 2\pi[(1/\tau^{2k-1})/L_{k+1}L_k]^{1/2} \log e/(\tau^2+1),$$

то есть $\log R = 0.7542086988(0.6180339887^{2k-1}/L_{k+1}L_k)^{1/2}$ — формулу, введенную (с таким же числом десятичных знаков) Ричардсом [636] для ортогонального пересечения парастих в расположении листьев с углом расхождения $(3+1/\tau)^{-1}$.

Из уравнений (4.22) и (4.23) можно найти, что

$$y = x(m) - (\log \tau^2)^{-1} \log[2\pi(mn)^{-1/2}\tau^{-k+3/2} \log e/(\tau t+1)].$$

В частности, мы можем выразить y_1 и y_2 как

$$y_1 = k/2 + 1.19625 \log(F_{k+1}F_k) - 0.414,$$

$$y_2 = k/2 + 1.19625 \log(L_k L_{k-1}) + 0.75.$$

(Дополнительные сведения об этом индексе см. Джан [362].)

Уравнение (4.21) показывает, что если измерения, проведенные на апексе побега с углом расхождения Фибоначчи, дают филлотаксисный индекс 4, то можно заключить, что четвертая система Фибоначчи (8, 5) является точно ортогональной. Если полученный индекс равен 4.5, никакая парастихийная пара не пересекается ортогонально, но системы (8, 5) и (8, 13) одинаково удалены от ортогональности. Значение P. I. — очевидно целое число, но только в том случае, когда ортогональная парастихийная пара выражается последовательностью Фибоначчи.

4.5. Таблица определения паттернов

Модель аллометрического типа на практике оказывается весьма ценной. Она дает нам возможность организовывать филлотаксисные данные по более последовательной схеме, чем позволяли более ранние модели, и она рассматривает разнообразие размеров и форм листовых или репродуктивных примордиев в отношении к размерам апексов побегов. Исследуя филлотаксисные паттерны на побегах растений, мы можем определить отдельные параметры, однако определение некоторых параметров, например, величины пластохронного отношения R, может оказаться затруднено. Следовательно, мы нуждаемся в надежном и универсальном практическом

инструменте, который позволит нам легко определять необходимые параметры по другим, уже имеющимся, безотносительно к виду филлотаксисной последовательности.

Цель этого раздела состоит в том, чтобы научиться характеризовать филлотаксисный паттерн, используя уравнение (4.12). Все возможные ситуации, включающие параметры (m, n), d, γ и r или R, легко можно найти в таблице определения паттернов. Работая на теоретическом уровне, можно подставлять в таблицу одни параметры и определять другие. Таблица 4.2 позволяет использовать возможности описанной ранее модели.

Таблица определения паттернов (таблица 4.3, Джан [388]) дает наглядное представление о соотношении между R и (m, n), полученном из уравнения (4.12) для различных значений γ. Натуральный логарифм чисел в любом столбце дает линию с наклоном -2. Эта таблица — очень удобный и точный инструмент; как будет показано в главе 5, она представляет результат усовершенствования более ранних методов характеризации филлотаксисных паттернов. В частности, таблица обеспечивает удобный способ приблизительной оценки R. Таблица составлена для значений γ между 62° и 118° и может быть расширена до диапазона углов между 0° и 180°. Такое расширение может показать, что числа в каждой строке, представляющие возможные значения R до трех десятичных знаков, монотонно уменьшаются к единице слева направо.

Разберем методику определения филлотаксисных параметров на примере некоторых случаев, приведенных в таблице 4.2.

Случай 2: Основная теорема филлотаксиса (глава 2) дает интервал для d, в то время как таблица определения паттернов дает значение γ. Например, если $(m, n) = (5, 6)$, то $m + n = 11$, и для $R = 1.12$ по таблице находим $\gamma \approx 82^\circ$.

Случай 3: Решается почти тем же способом, что и предыдущий случай, за исключением того, что на этот раз определяется R. Например, если пара $(m, n) = (3, 5)$ показывает $\gamma \approx 80^\circ$, то в строке таблицы с $m+n = 8$ находим $R \approx 1.255$. Данный случай рассматривается подробно в разделе 5.3.

Случай 4: Рассмотрим, например, паттерн с $d \approx 99.5^\circ$ и $R = 1.09$. По таблице 2.1 находим, что пары (1, 3), (4, 3), (4, 7), ..., для которых $m + n = 4, 7, 11, \ldots$ — видимые и встречные. Это означает, что при известном значении d мы можем использовать таблицу 2.1 для определения последовательности. Задача теперь состоит в том, чтобы определить явную пару. Именно пластохронное отношение определяет среди многочисленных видимых встречных парастихийных пар ту, которая является явной. В столбце $m + n$ таблицы 4.3 ищем предполагаемые значения $m + n$, и в каждой соответствующей строке ищем данное значение R, при необходимости исполь-

зуя интерполяцию. В данном примере значение $m + n = 11$ дает $\gamma \approx 94°$, в то время как другие значения $m + n$ дают углы, отстоящие дальше от $90°$. Таким образом, можно заключить, что пара (4, 7) — явная пара. В случаях нормального филлотаксиса (с $J \geqslant 2$) m и n будут иметь общий множитель.

Таблица определения паттернов — точный численный метод, практичность и универсальность которого будут показаны в главе 5 на примере данных, полученных от различных авторов. Там же будут обсуждаться филлотаксисный индекс Ричардса и метод Максимовича – Эриксона [506] для оценки филлотаксисных паттернов.

Таблица 4.2. Определение филлотаксисных параметров по известным данным на основании модели аллометрического типа

Случай	Известные данные	Определяемые параметры
1	(m, n) и d	недостаточно данных для R и γ
2	(m, n) и R	γ, интервал для d
3	(m, n) и γ	R, интервал для d
4	d и R	видимые встречные пары (m, n), явная пара с γ, ближайшим к $90°$
5	d и γ	видимые встречные пары (m, n), недостаточно данных для R
6	R и γ	$m + n$, недостаточно данных для d
7	d, r и γ	(m, n)

Примечание: (m, n) — видимая встречная парастихийная пара с углом пересечения γ; R — пластохронное отношение; d — угол расхождения. (Джан [388].)

4.6. Размер апекса и филлотаксис системы

4.6.1. Объемное отношение Черча

Уравнение (4.12) обеспечивает основание для анализа соотношений между апикальным размером, размером примордия, **пластохроном** P (временем, протекающим между появлением последовательно появляющихся примордиев) и филлотаксисным паттерном (m, n). Уравнение (4.12) показывает, что чем больше значение $m + n$, тем меньше становится R. Известно, что при уменьшении R размер апикальной меристемы увеличивается

относительно размера примордия. Таким образом, можно ожидать, что относительный апикальный радиус L, относительная апикальная площадь A и относительный апикальный объем V будут изменяться в том же самом направлении, что и возрастающий порядок филлотаксиса: соотношения примут вид $L = c_1(m+n)$, $A = c_2(m+n)^2$ и $V = c_3(m+n)^3$, где c_1, c_2, c_3 — константы. Далее мы увидим, что это происходит, когда $L = 1/B$, где B — объемное отношение Черча, а A — отношение площадей Ричардса. Эти соотношения связывают диапазон относительных размеров апексов и примордиев, наблюдаемый во множестве филлотаксисных паттернов. Значения B и P, как будет показано в этом разделе, будут убывать пропорционально $m+n$ и $(m+n)^2$, соответственно (положения 2 и 5 ниже). Ранее не существовало математических формул, связывающих относительный апикальный размер (выраженный, например, через A или B) с парастихийной парой (m, n), хотя в соответствии с предложенными формулами интуитивно утверждалось, что расширение апекса производит сдвиг в контактной паре от (m, n) к $(m, m+n)$, при условии, что d остается неизменным.

Черч [114] определил объемное отношение для ортогональных систем, выражаемых последовательными членами последовательности $\langle \ldots, n, m, m+n, 2m+n, 3m+2n, \ldots \rangle$ как отношение радиуса примордия, принятого круглым, к радиусу апекса. Оно равно синусу половины образуемого примордием угла при центре апекса. Система встречных парастих Черча в плоскости полярных координат (s, μ) определяется как $\ln s = \ln c + {} + m\mu/n + (2k-1)\pi/n, k = 1, 2, 3, \ldots, m-1$, $\ln s = \ln c - n\mu/m + (2j-1)\pi/m$, $j = 1, 2, 3, \ldots, n-1$. Эти встречные семейства спиралей ортогональны, учитывая, что произведение множителей $\mu = -1$.

Положение 1 (Черч [114]**).** *Объемное отношение для системы ортогональных встречных парастих (m, n) с круглыми примордиями определяется как*

$$B = \sin(\pi/(m^2+n^2)^{1/2}). \tag{4.24}$$

Положение 1 легко доказывается преобразованием спиралей в прямые линии с соотношениями $x = \ln s$ и $y = \mu$. Эти линии образуют мозаику из квадратов, стороны которых равны $2\pi/(m^2+n^2)^{1/2}$. Центр квадрата, образуемый пересечением линий $j = 0$, $j = 1$, $k = 0$, $k = 1$, равен $(\ln c, 0)$, и уравнение вписанной окружности принимает вид $(\ln(s/c))^2 + {} + \mu^2 = \pi^2/(m^2+n^2)$.

Положение 2. *Для ортогональной системы (m, n)*

$$B^2 \approx (\pi \ln R)/2, \tag{4.25}$$

Таблица 4.3. Таблица определения паттернов. Возможные значения R для паттернов (m, n) с углом пересечения γ между 62° и 118° (Джан [388].)

$m+n$	γ														
	62	66	70	74	78	82	86	90	94	98	102	106	110	114	118
3	10.225	8.463	7.142	6.128	5.332	4.695	4.179	3.753	3.398	3.099	2.844	2.624	2.434	2.268	2.122
4	3.698	3.325	3.022	2.772	2.564	2.387	2.235	2.104	1.990	1.889	1.800	1.721	1.649	1.585	1.527
5	2.309	2.157	2.029	1.921	1.827	1.745	1.673	1.610	1.553	1.503	1.457	1.415	1.378	1.343	1.311
6	1.788	1.706	1.635	1.573	1.520	1.472	1.430	1.392	1.358	1.327	1.299	1.273	1.249	1.227	1.207
7	1.533	1.480	1.435	1.396	1.360	1.329	1.300	1.275	1.252	1.231	1.212	1.194	1.178	1.162	1.148
8	1.387	1.350	1.318	1.290	1.265	1.243	1.223	1.204	1.188	1.172	1.158	1.145	1.133	1.122	1.112
9	1.295	1.268	1.244	1.223	1.204	1.187	1.172	1.158	1.146	1.134	1.123	1.113	1.104	1.095	1.087
10	1.233	1.212	1.194	1.177	1.163	1.149	1.137	1.126	1.116	1.107	1.099	1.091	1.083	1.076	1.070
11	1.189	1.172	1.157	1.144	1.133	1.122	1.112	1.103	1.095	1.088	1.081	1.074	1.068	1.063	1.058
12	1.156	1.143	1.131	1.120	1.110	1.101	1.093	1.086	1.079	1.073	1.067	1.062	1.057	1.053	1.048
13	1.132	1.120	1.110	1.101	1.093	1.086	1.079	1.073	1.067	1.062	1.057	1.053	1.049	1.045	1.041
14	1.113	1.103	1.094	1.087	1.080	1.074	1.068	1.063	1.058	1.053	1.049	1.045	1.042	1.038	1.035
16	1.085	1.078	1.072	1.066	1.061	1.056	1.052	1.048	1.044	1.041	1.037	1.035	1.032	1.029	1.027
21	1.049	1.045	1.041	1.038	1.035	1.032	1.030	1.027	1.025	1.023	1.022	1.020	1.018	1.017	1.015

и относительный радиус апекса $L = 1/B$ определяется как

$$L \approx (m+n)/(\pi(\tau^3/\sqrt{5})^{1/2}). \tag{4.26}$$

Подставляя $W = \pi \ln R/2$, получаем следующие выражения, дающие лучшие аппроксимации B, чем положение 2: $(W - W^2/3)^{1/2}$ и $(W - W^2/3 + 2W^3/45)^{1/2}$. Применение уравнения (4.26) будет наглядно показано в главе 5.

4.6.2. Отношение площадей Ричардса

Ричардс [636] писал, что пластохронное отношение R прочно связано с отношением поперечных составляющих двух площадей — центрального апекса и недавно появившегося примордия. Ричардс предположил, что любое изменение в размере отдельно взятого апекса от одного пластохрона до другого является достаточно малым, чтобы им можно было пренебречь. Апекс расширяется однородно в течение пластохрона до максимальной площади C, а затем отдает определенное постоянное количество своей площади для закладки примордия. Отношение площадей, или относительная средняя апикальная площадь, обозначаемая здесь A, определяется Ричардсом как

$$A = \frac{\text{средняя площадь апекса}}{\text{площадь примордия в момент закладки}}.$$

Полагая, что система расширяется по экспоненте от площади c к площади C, средняя апикальная площадь равна $(C-c)/(\ln C - \ln c)$, а площадь примордия составляет $C - c$, и тогда $A = 1/\ln(C/c)$. Максимальная и минимальная формы апекса являются геометрически подобными, их площади всего лишь пропорциональны квадрату соответствующих линейных размеров. Таким образом, считая, что апекс расширяется от радиуса 1 до радиуса R, можно записать, что $C/c = R^2$. Это утверждение доказывается в следующем положении.

Положение 3 (Ричардс [636]**).** *Отношение площадей определяется как*

$$A = 1/(2 \ln R). \tag{4.27}$$

Принимая p радиусом примордия на стадии зарождения и q — радиусом апекса в его средней поперечной площади, мы имеем $A = (q/p)^2$, $p^2 = 2q^2 \ln R$ и из уравнения (4.25) получаем соотношение $p/q = 2B/\pi^{1/2}$, отражающее связь между двумя подобными параметрами, p/q и B, в двух различных системах, причем B является очевидно меньшим, чем p/q. Из уравнений (4.25) и (4.27) легко увидеть, что AB^2 приблизительно равно $\pi/4$ для

всех ортогональных систем (m, n), то есть

$$A \approx \pi L^2/4$$

— новое соотношение, учитывающее как отношение площадей Ричардса A, так и объемное отношение Черча $1/L$.

Допуская, что угол при вершине конуса, касательного к апикальной поверхности на уровне закладки примордиев, равен 2μ, имеем $p^2 = 2q^2 \ln R/\sin\mu$. Это соотношение действительно для куполообразных апексов (Ричардс [636]) (p — в данном случае площадь примордия на апикальной поверхности), и p/q становится еще бóльшим, чем предыдущее значение на плоскости.

Подобный параметр, r_p/r_c, выражающий постоянное отношение радиуса примордия к расстоянию между ним и центром системы, определен Уильямсом [894] методом подбора. Он использовал данный параметр в простом графическом методе, который позволял строить спиральный паттерн (m, n) из касательных круглых примордиев на плоскости, располагая центры последовательных примордиев с предельным углом расхождения, соответствующим (m, n), и значением R, определенным Ричардсом для (m, n). Для случаев, которые он исследовал, это значение немного меньше, чем B, но ближе к B, чем B к p/q.

Положение 4 (Джан [388]**).** *Для ортогональной системы (m, n), где m и n — последовательные члены $\langle \ldots, n, m, m+n, 2m+n, 3m+2n, \ldots \rangle$, отношение площадей определяется как*

$$A = (\sqrt{5}/4\pi\tau^3)(m+n)^2. \tag{4.28}$$

Филлотаксис (m, n) системы может расцениваться как равнодействующая относительных скоростей двух процессов роста: скорости расширения апекса и скорости продуцирования примордиев. Уравнение (4.28) — математическое подтверждение практических наблюдений: когда размер апикальной меристемы возрастает в пропорции к размеру примордиев (когда A возрастает или R убывает), филлотаксис (m, n) системы возрастает. Удивительно, что Хакетт, Кордеро и Шринивасян [292], работая с *Hedera*, пришли к противоположному выводу. Они заметили увеличение апикальной площади и убывание филлотаксиса. Но эти авторы никогда не упоминали о площади примордия: должно наблюдаться увеличение именно отношения площадей, а не только площади апекса. Согласно уравнению (4.28), Ричардс [636] заявил, что «абсолютные размеры апекса и примордия являются несущественными, и если их отношение постоянно, филлотаксис не

измеяется». Исследуя образцы *Silene*, Линдон [491] экспериментально пришел к тому же заключению: важным является именно размер апикального купола относительно размера примордиев, а вовсе не абсолютные размеры, так что «если размеры примордиев остаются постоянными, то расширение апикального купола приведет к переходу к более высокому порядку филлотаксиса, что и происходит у *Silene*» (Линдон имел в виду апикальные объемы, но не филлотаксисы систем).

4.6.3. Пластохрон P

Помимо относительной средней апикальной площади A, определяемой как $1/(2\ln R)$, мы можем рассматривать относительный средний апикальный радиус, определяемый как $1/\ln R$, и относительный средний апикальный объем, очевидно определяемый как $1/(3\ln R)$.

Ричардс [636] подчеркнул, что R может быть выражен полностью в терминах скоростей изменений, происходящих в апексе. Выражение $\ln(C/c)$, обсуждаемое выше, — относительная скорость роста $d(a(t))/a(t)dt = r_A$ апикальной площади за один пластохрон, то есть

$$\ln(C/c) = \int_{t=0}^{t=1} d(a(t))/a(t)dt = r_A,$$

где $a(1) = C$ и $a(0) = c$. Тогда $2\ln R(P) = r_A(P)$, где P — пластохрон.

Ричардс рассматривал относительную скорость радиального роста апекса, обозначаемую здесь r_L. В результате он пришел к выводу, что если факторы, влияющие на филлотаксис, остаются постоянными, то $\ln R(P) = r_L P$. Мы можем рассмотреть также относительную скорость роста апикального объема, или r_V, которая принимает форму $3\ln R(P) = r_V P$. Линдон [491] рассматривал относительную скорость роста r_V и параметр V. В данном случае скорость равна $\ln(C/c)$, когда C и c измеряются не в очередных пластохронах (как в r_V), а в течение одного пластохрона. Тогда отношение $r_V > V$ выражает расширение апикального купола, а $r_V < V$ — уменьшение (измерения показывают небольшое различие между этими двумя параметрами). В своей книге Чарльз-Эдвардс [109] упоминает относительную скорость роста r_W массы W_a апикального купола: $dW_a/W_a dt = r_W$.

Линдон [491] исследует механизмы, управляющие величинами относительной скорости роста пластохрона и области меристемы, которая используется, чтобы формировать новый апикальный купол. Торнли и Кокшалл [821] предлагают выражение $P = \ln(1 - W_p/W_a)/(r_W - b)$, где W_p —

сухой вес примордия сразу после образования; W_a — сухой вес апикального купола непосредственно перед образованием примордия; b — константа. Из соотношений для r_L, r_A и r_V и из уравнения (4.12) мы можем установить формальное соотношение, связывающее эти параметры.

Положение 5 (Джан [388]**).** *Пластохрон P связан с филлотаксисом (m, n) системы соотношением*

$$P = (2\pi p(\gamma)/r_G)(m+n)^{-2}, \tag{4.29}$$

где r_G, равное r_L (или $r_A/2$, или $r_V/3$) определяется как $\ln R(P)/P = r_G$; r_L, r_A, и r_V — относительные скорости, соответственно, радиального роста апекса, роста его площади и роста его объема; $p(\gamma)$ определяется уравнением (4.13).

Уравнение (4.29) подтверждается наблюдениями Ричардса, согласно которым: 1) филлотаксисный паттерн зависит от относительной скорости радиального роста апикальной площади, скорости закладки листьев (представленной величиной P) и размера листового примордия в момент образования; 2) когда филлотаксис системы возрастает, P обычно уменьшается, при условии, что r_L (и следовательно, $2\pi p(\gamma)/r_L$, при постоянном γ от одного паттерна до следующего) в общем не испытывает никакого постоянного изменения.

Используя гиббереллловую кислоту (GA), Максимович и Эриксон [506] отметили изменения в P с 3.3 дней у контрольных растений до 1.9 дня у обработанных апексов *Xanthium*. Их анализ показывает, что обработка не приводит к значительным изменениям величины r_L. Однако поскольку скорость закладки листьев изменяется (P уменьшается), система переходит от (2, 3) к (3, 5). Данная ситуация с соответствующим уменьшением R от 1.35 до 1.19 будет проанализирована в главе 5.

4.7. Задачи

4.1 Проверьте формулу Бине $F_k = [\tau^k - (-\tau)^{-k}]/\sqrt{5}$ для $k = 1, 2, 3, 4$ и покажите, что формула дает аппроксимацию $F_k \approx \tau^k/\sqrt{5}$. Подсказка: сначала докажите соотношения $\tau^2 = \tau + 1$ и $\tau + 2 = \tau\sqrt{5}$, а затем используйте их, чтобы заменить любую степень τ выражением вида $a\tau + b$, где a и b — константы.

4.2 (1) Докажите, что когда $\gamma = 90°$, мы имеем

$$\ln R = (-\Delta_n \Delta_m/mn)^{1/2} \quad \text{(формула Ричардса [635])} \tag{4.30}$$

(Δ_n в спиральной решетке соответствует x_n в цилиндрической решетке. См. главу 1; сравните с уравнением (4.4) при $\gamma = 90°$),

$$\ln R = (2\pi\tau^3/\sqrt{5})/(m+n)^2, \quad \text{и} \tag{4.31}$$

$$\ln R = 2\pi/(m^2+n^2) \quad \text{(формула Черча [114])} \tag{4.32}$$

(Углы расхождения, соответствующие первым двум формулам, определяются по таблице 2.1, а угол расхождения в системе Черча (ортогональной по определению) находится из выражения $d = [(m-n)^2+n^2]/(m^2+n^2)$; полученное значение практически соответствует значениям в таблице для больших k.)

(2) Сравните относительные значения R, полученные из выражения в пункте (1) для различных видимых встречных пар Фибоначчи и $d = \tau^{-2}$.

(3) Выполните действия пункта (2) с парами Люка и $d = (3+1/\tau)^{-1}$.

4.3 (1) Определите, какая пара является явной при $d = \tau^{-2}$ и $R = 1.14$.

(2) Выполните пункт (1) для $d = (3+1/\tau)^{-1}$ и $R = 1.14$.

(3) Определите явную пару в случае систем, показывающих видимые встречные парастихийные пары, определяемые последовательностью $\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots\rangle$, соответствующей углу расхождения $360(4+1/\tau)^{-1}$.

4.4 Пользуясь калькулятором и таблицей определения паттернов, убедитесь, что при $d = \tau^{-2}$ и $\gamma = 90°$ филлотаксисный индекс является почти целым числом для любых видимых встречных спиральных пар, образованных последовательными числами Фибоначчи. Составьте таблицу, дающую значения P. I. для последовательных видимых встречных пар. Покажите, что если угол расхождения близок к τ^{-2} и величина R дает значение P. I., близкое к целому числу, то мы имеем специфическую систему Фибоначчи. Индекс P. I. иногда используется для анализа паттернов роста в апексе растения (см. задачу 4.5), когда угол расхождения близок к углу Фибоначчи. Однако P. I. бесполезен в случае системы, изображенной на рис. 1.3(1), или в системах, выраженных последовательностями, отличными от последовательности Фибоначчи. На конической апикальной поверхности используется эквивалентный филлотаксисный индекс, включающий угол 2α при вершине конуса. Он получается в результате добавления к выражению для P. I. члена $2.395 \log \sin \alpha$.

4.5 Используя рис. 4.2, Швабе ([407]) получил средние значения угла расхождения (138.77°, среднее квадратическое отклонение 11.57 (8%)) и пластохронного отношения (1.0792, среднее квадратическое отклонение 0.0869 (8%)).

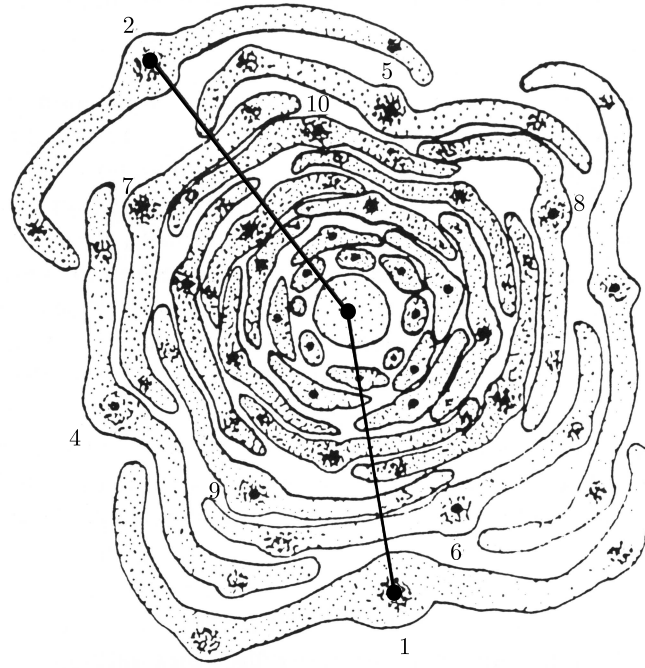


Рис. 4.2. Схема более сложной системы, наблюдаемой на микроскопическом поперечном срезе растущей апикальной почки *Linum usitatissimum* (льна). Центр системы и центральные точки примордиев отмечены черными точками, чтобы помочь определять угол расхождения и пластохронное отношение. Внешние десять примордиев были пронумерованы в порядке уменьшения возраста. Пара $(6-1, 9-1) = (5, 8)$ (предположительно) явная (как подтверждает задача 4.5.1). Пары (2, 3) и (5, 3) — контактные парастихийные пары (Ричардс и Швабе [641].)

(1) Используя таблицу определения паттернов, определите среди видимых встречных парастихийных пар системы явную парастихийную пару и ее угол пересечения γ.

(2) Как Вы использовали бы P. I., полученный в задаче 4.4, для определения явной пары?

(3) Проводя измерения на рис. 4.2, убедитесь в том, что для пар (2, 3) и (3, 5) относительные значения γ превышают 100°, как указано в таблице определения паттернов.

4.6. (1) Рассматривая средние значения R и d, найденные в задаче 1.3, определите, является ли явная парастихийная пара из таблицы определения паттернов контактной парастихийной парой, наблюдаемой на рис. 1.3(1) или 1.3(2).

(2) Взяв среднее значение d из задачи 1.3, контактную парастихийную пару (m, n) и значение γ с рис. 1.3(1) или 1.3(2), определите величину R.

(3) Сравните измеренные и найденные значения γ и R, полученные в пунктах (1) и (2).

Глава 5

Практическое распознавание паттернов

5.1. Значение теоретического моделирования

Согласно Эриксону [201], «одна из трудностей в эмпирических исследованиях образования листьев заключается в малом размере и относительной малодоступности апекса побега, как правило, окруженного молодыми листьями почки. Обычно необходимо сделать довольно обширный разрез, чтобы открыть апекс для наблюдения; сомнительно, что после этого его дальнейший рост будет нормален. Поэтому большая часть наших представлений о его структуре является косвенной и основывается на данных исследования препарированного материала или срезов, рассматриваемых с помощью стереоскопической или растровой электронной микроскопии».

Эриксон полагает, что классические геометрические модели позволяют представить результаты в более объективных и общих понятиях, чем было бы возможно без модели. В главе 4 мной предложен теоретический алгоритм для организации данных, облегчающий достижение этой цели и помогающий оценивать филлотаксисные паттерны точно и быстро, как будет показано в главе 5. Паттерны характеризуются параметрами (m, n), d, r или R, а также γ. Эти параметры можно измерить на побегах растений. Прежде в практических исследованиях последним параметром пренебрегали. Его теоретическая важность все же признается Ван Итерсоном [355] и Эриксоном [201], который описывает формулы, включающие γ в различных представлениях филлотаксиса.

Метод оценки, выдвинутый в этой книге, будет проиллюстрирован данными разных авторов, а полученные с помощью данного метода результаты будут сравниваться с выводами этих авторов. Модель позволяет нам интерпретировать данные объективно, в более общих понятиях, чем это возможно при использовании классических моделей. Некоторые подходы, применявшиеся другими авторами, будут обобщены и пересмотрены. Модель может представлять большую ценность для эмпирических исследований, поскольку она способствует формированию руководящего принципа для анализа

описательных данных и результатов экспериментов. Она может помочь и при объяснении выводов об активности апекса побега.

В главе 4 было показано, что когда необходима теоретическая оценка R, модель аллометрического типа, описываемая уравнением (4.12), надежна. Эта модель определяется уравнениями

$$\ln R = 2\pi p(\gamma)(m+n)^{-2}, \tag{4.12}$$

$$p(\gamma) = \tau^3[\sqrt{5}\operatorname{ctg}\gamma + \sqrt{(5\operatorname{ctg}^2\gamma + 4)}]/2\sqrt{5}, \tag{4.13}$$

а также

$$\ln R = (2\pi\tau^3/\sqrt{5})/(m+n)^2 \approx 11.903(m+n)^{-2} \tag{4.31}$$

в случае ортогонального пересечения ($\gamma = 90°$). Значения R, получаемые из модели, очень близки к значениям, определяемым при использовании основных классических моделей, и почти идентичны значениям, получаемым из формулы Ричардса

$$\ln R = (-\Delta_n\Delta_m/mn)^{1/2} \tag{4.30}$$

(см. приложение 2, таблица в ответе к задаче 4.2). Это, конечно, достоинство системы, если согласиться с Уильямсом [894], что «для объективного описания филлотаксиса растений настоятельно рекомендуется количественная система, изобретенная Ричардсом».

Для большинства методик исследования, включая представленную выше, *филлотаксис — по существу двумерный феномен* (Черч [116]). Поперечный срез апекса побега с молодыми листовыми примордиями представляет картину массива точек или чисел на плоскости. Как особенно ясно показал Уильямс [894], апексы побегов являются обычно куполообразными. Купол относительно высокий для паттернов низкого порядка (типа (1, 2) и (2, 3)) и относительно низкий для больших парастихийных чисел (типа (21, 34) и (34, 55)). Следовательно, следует рассматривать расположение примордиев на куполообразных поверхностях. Ван Итерсон [355] предложил в практической оценке паттернов учитывать угол при вершине конуса, касательного к такому куполу. Это привело к появлению его смежных листов, используемых, как мы увидим, Эриксоном и его сотрудниками для оценки филлотаксисных паттернов. Однако далее мы увидим, что замысловатые концепции Ван Итерсона при оценке паттернов не дают лучший результат, чем предложенная в книге методика, и, кроме того, гораздо менее удобны в использовании. Справедливости ради нужно сказать, что адекватного анализа куполообразной поверхности предложено не было. В то же время

невозможно утверждать, что такой анализ внес бы бóльшую ясность в объяснение механизма закладки листьев или дал бы бóльшую точность оценки филлотаксисных паттернов.

Таблица 5.1. Данные компьютерного моделирования расширяющегося апекса (Митчисон [545].)

Радиус стебля	Угол расхождения	Контактные пары
1.0	138.9°	(1 , 2)
1.3	139.7°	(2 , 3)
2.0	138.3°	(3 , 5)
2.6	137.1°	(5 , 8)
4.0	137.8°	(8 , 13)
6.4	137.6°	(13 , 21)

Сбор данных может выйти за рамки простого и рутинного внесения наблюдений в список. Как мы увидим, интерпретация наблюдений может оказаться весьма непростым делом. Множество трудностей и ловушек подстерегают исследователей, приступающих к задаче распознавания филлотаксисных паттернов и проявляются в несоответствиях между независимыми оценками. При составлении протокола наблюдений следует избегать действий, которые могут стать причиной ошибки, либо сами являться ошибочными или зависимыми от слишком частных допущений: 1) описание паттерна с помощью единственной филлотаксисной дроби; 2) использование контактных парастихийных пар вместо явных парастихийных пар; 3) применение только параметра R, как иногда поступают те, кто работает с филлотаксисным индексом Ричардса; 4) предпочтение моделей, основанных на предполагаемой ортогональности встречной парастихийной пары. Именно это предпочтение и ослабило теорию равных потенциалов Черча. Ричардс [636] защищает подходы, независимые от любого частного допущения, но сам же использует последовательность Фибоначчи в своем филлотаксисном индексе, определяемом уравнением (4.21)! В разделе 5.6 будут представлены методологические предложения, касающиеся необходимого улучшения значимости и надежности данных.

5.2. Приложения модели аллометрического типа

5.2.1. Линейные соотношения в расширяющемся апексе

В литературе можно найти выражение для линейного соотношения между апикальным радиусом и филлотаксисом (m, n) системы. У Кинга [426] прямая линия строится на основании значений из таблицы 5.1.

На графике Кинга величина радиуса стебля откладывается, как обычно, на вертикальной оси, но Кинг не приводит никаких оснований тому, что он расположил системы (m, n) на горизонтальной оси именно так, а не иначе. С помощью линейки по его графику можно определить, что паттерн (5, 8) находится в 8 единицах от начала координат, (13, 21) — в 13 единицах от начала, и так далее. Таким образом можно убедиться, что линия образует угол 30° с горизонталью.

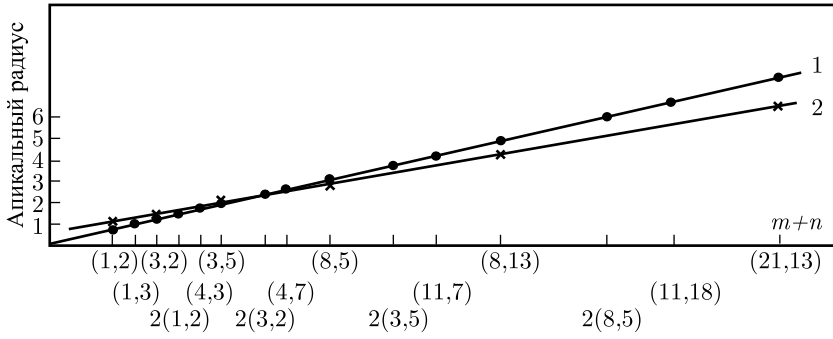


Рис. 5.1. Линия 1: теоретическая линия, выражающая соотношение (ср. с (4.26)) $L = (m + n)/(\pi(\tau^3/\sqrt{5})^{1/2})$ для ортогонального пересечения встречной парастихийной пары (m, n), где значения m и n соответствуют трем последовательностям в таблице 2.1; линия образует угол приблизительно 13° с горизонтальной осью. Линия 2: линия, выражающая предполагаемое соотношение $L = (m + n)/\pi p(\gamma)^{1/2}$ между данными таблицы 5.1, допускающее угол пересечения $\gamma \approx 60°$ между встречными парастихами в паре (m, n)

Модель, описываемая уравнением (4.12), позволяет математически определять соотношение, выражающее поведение данных Митчисона, и таким образом внести уточнения в представление этого соотношения, сделанное Кингом. На рис. 5.1 показан исправленный график Кинга. Здесь паттерн (m, n) представлен на горизонтальной оси как $m + n$. Угол, равный приблизительно 13°, определяется из уравнения

$$1/B = L \approx (m + n)/(\pi(\tau^3/\sqrt{5})^{1/2}) \tag{4.26}$$

(выведенного из 4.31 (то есть (4.12)) для ортогонального пересечения парастих), где B — объемное отношение Черча.

Контактные парастихи Митчисона, в отличие от уравнения (4.31), кажется, не соответствуют ортогональному пересечению встречных парастих.

Данные Митчисона, скорее всего, являются данными из зон переходов, когда контактная парастихийная пара $(a+b, b)$ с углом пересечения встречных парастих приблизительно 60° только что сменила контактную парастихийную пару (a, b) с углом пересечения 120° для различных значений a и b. Система Черча, учитывающая объемное отношение B, существенно ортогональна, но учитывая, что уравнение

$$B^2 \approx (\pi \ln R)/2 \tag{4.25}$$

остается верным, если угол пересечения γ встречной парастихийной пары отличается от 90°, мы получаем из уравнения (4.12): $1/B = (m + n)/\pi p(\gamma)^{1/2}$. Принимая угол приблизительно 10° для наклона линии $1/B$ как функции $m + n$, мы получаем $\gamma \approx 63°$. Таким образом, компьютерное моделирование Митчисона хорошо согласуется с нашей моделью.

5.2.2. Филлотаксис *Silene* как функция температуры

Данные, представленнные Линдоном [491], позволяют определять филлотаксис (m, n) листьев *Silene* вместе с углом пересечения встречной парастихийной пары. В цветке «чашелистики, тычинки и плодолистики закладываются отдельно в позициях, которые можно прогнозировать на основе филлотаксиса Фибоначчи». Это означает, что угол расхождения системы приблизительно равен 137.5°. Из таблицы 2.1 мы можем найти, что $m + n = 3$, или 5, или 8, ... и что, соответственно, $(m, n) = (2, 1)$, или (2, 3), или $(3, 5), \ldots$. Задача состоит в том, чтобы определить, которая из пар является явной, то есть в какой паре угол пересечения γ встречных парастих наиболее близок к 90°. Считая, что данные Линдона относятся к объемам, мы должны использовать формулу

$$P = (2\pi p(\gamma)/r_G)(m + n)^{-2}, \tag{4.29}$$

где $r_G = r_V/3$; r_V — относительная скорость прироста объема; P — пластохрон.

В таблице 5.2 представлены обобщенные данные и выводы. К сожалению, Линдон не предоставляет ни информацию относительно типов исследованных им паттернов Фибоначчи, ни соответствующие этим данным рисунки, которые позволили бы нам проверить адекватность выводов. Таблица 5.2 показывает возрастание в филлотаксисном паттерне от явной пары (2, 1) к (5, 8), вызванное увеличением температуры. Действительно, на основании данных таблицы можно видеть, что увеличение температуры воздуха в процессе роста (13° в одной группе растений, 20° в другой

Таблица 5.2. Параметры филлотаксиса *Silene*, найденные из уравнения (4.29)

Температура	13°*	20°*	27°*
r_V	1.60*	0.60*	0.29*
P	2.0*	1.1*	0.5*
R	2.91	1.25	1.05
(m, n)	(2, 1)	(3, 5) (2, 3)	(5, 8) (8, 13)
γ	101°	81° 124°	109° 62°

Примечание: кроме явной пары, представляющей филлотаксис системы, таблица дает значения для видимой пары с углом γ, так же близким к 90° (Звездочкой отмечены данные Линдона из ([491], таблицы 1 и 5). Остальные данные из Джан [388].)

и 27° в третьей), приводит к уменьшению пластохрона P и относительной скорости роста r_V. Теоретически, должно происходить существенное уменьшение пластохронного отношения R в соответствии с соотношением $3 \ln R = r_V P$. Кроме того, хорошо известно, что уменьшение R приводит к возрастанию филлотаксисного паттерна. Точнее, возрастание в паттерне должно интерпретироваться динамически: если условия, существующие в начале цветения, остаются неизменными, филлотаксис системы будет выше при более высоких температурах. При наличии бóльшего объема опытных данных появилась бы возможность проверить эти прогнозы и выполнить более сложный анализ.

5.3. Теоретическое определение пластохронного отношения

5.3.1. Различные варианты моделей

Как писали Ричардс [636] и Уильямс [894], определение достоверного значения R непосредственно на апексе — нелегкая задача. Оно включает в себя измерения на многих поперечных срезах и определение центров примордиев и апекса. Однако если известны значения других, более доступных параметров, R может быть определено с помощью геометрических моделей. Остается только ответить на вопрос: какую же модель следует для этого использовать? Этот раздел касается случая 3 в таблице 4.2: известны (m, n) и γ, необходимо определить R.

Эриксон [201] предположил, что филлотаксисный паттерн можно определять по встречной парастихийной паре, визуально наиболее различимой, и что именно эта пара может быть той, у которой угол пересечения ближе

всего к прямому. Это означало бы контактную парастихийную пару; однако известно, что такая пара может значительно отходить от ортогональности. В книге предполагается, что самая различимая парастихийная пара — явная парастихийная пара. С геометрической точки зрения этот термин означает пару, пересекающуюся под углом, наиболее близким к прямому. Конечно, угол расхождения пары, определяемый по таблице 2.1, должен быть таким, который мы можем фактически измерить на апексе.

Я предлагаю основывать метод для объективной оценки пластохронного отношения системы, показывающей явную и приблизительно ортогональную парастихийную пару (m, n), на уравнении (4.31) при любых измеренных значениях угла расхождения, даже для паттернов низкого порядка, таких как (2, 1) и (3, 2), где d может значительно отличаться от соответствующего предельного угла расхождения, взятого из таблицы 2.1. Случай, когда явная пара (m, n) не является ортогональной, будет проанализирован в следующих разделах.

Одной из причин поддержать внесенное выше предложение является та, что величина R, определяемая из уравнения (4.31), является достоверной. Ее значение, как мы сказали, хорошо приближается к значениям, получаемым из классических геометрических моделей, разработанных Ричардсом (4.30) и Черчем (4.32). Разница значений R, полученных из различных моделей, становится пренебрежимо малой для паттернов более высокого порядка. В случаях паттернов низкого порядка величина R, определяемая уравнением (4.31), лучше соответствует значению, вычисляемому по формуле Ричардса (4.30). Кроме того, значение R легче всего определить из уравнения (4.31), тогда как модель Ван Итерсона (следующий раздел), например, требует применения численного анализа и дает значение R, несущественно отличающееся от найденного из (4.31).

Другое преимущество уравнения (4.31) состоит в том, что по сравнению с формулой Черча

$$\ln R = 2\pi/(m^2 + n^2) \tag{4.32}$$

для системы логарифмических спиралей на плоскости, она дает значение R для паттернов (m, n) независимо от предельного угла расхождения. Например, если нужно вычислить R для паттернов (1, 6), (2, 5) и (3, 4), соответствующих углам расхождения приблизительно 54.4°, 151° и 99.5°, уравнение (4.31) даст ту же самую величину R, при условии, что в каждом случае $m + n = 7$. В модели Черча величина R является функцией $m^2 + +n^2$. С другой стороны, на графике в двойном логарифмическом масштабе для $(\log R, m + n)$ все три паттерна представлены одной точкой на линии с наклоном -2.

Значения d и R, найденные из уравнения (4.32), идентичны значениям, полученным из варианта формулы Ричардса (4.30) для цилиндрической решетки $r = ((-x_n x_m)/mn)^{1/2}$ (раздел 4.2) в случае паттернов ортогональных встречных контактных парастих, проходящих через центры смежных кругов на поверхности цилиндра, где каждый круг является касательным к четырем соседям (см., например, таблицу 3.1 в [201], подставляя $h = \ln R$).

5.3.2. Преимущества модели аллометрического типа

Уравнение (4.31) выведено для цилиндрической решетки, развернутой на плоскость логарифмических спиралей на основании соотношения $R = e^{2\pi r}$. В цилиндрической решетке, где наблюдаемые спирали изображаются прямыми линиями, соотношения между параметрами более явные. Они выражаются более простыми функциями, чем предложенная Ван Итерсоном для плоской решетки, в которой круглые примордии находятся в контакте вдоль m и n встречных логарифмических спиралей:

$$\cos(m\alpha/2)/\cos(n\alpha/2) = R^{(n-m)/2}(1 + R^m)/(1 + R^n), \qquad (5.1)$$

где α — угол расхождения в радианах. Эриксон [201] использовал эквивалентную формулу

$$\cos(m\alpha/2)/\cos(n\alpha/2) = \cosh(m \ln R/2)/\cosh(n \ln R/2). \qquad (5.2)$$

Значения R и d при ортогональном пересечении контактных парастих — значения, при которых верны оба уравнения, (4.30) и (5.1). Они дают значения d, незначительно отличающиеся от предельных углов расхождения, и значения R, близкие к величине, определяемой уравнением (4.30) для предельных углов расхождения. Например, Эриксон ([201], рис. 3.15) приводит совмещенные графики уравнений (4.30) и (5.1) для $\ln R$ как функции d.

Уравнение (4.31) дает возможность непосредственно определять значения R, тогда как уравнение (5.1) не дает простого алгебраического решения. В последнем случае необходимо применять компьютерную интерполяцию, включая, например, методы аппроксимации Ньютона – Рафсона или сокращения интервалов. Если рассматриваются касательные окружности на конической поверхности, задача еще больше усложняется необходимостью учитывать угол при вершине конуса. Однако Эриксоном и его сотрудниками этот подход был успешно использован, как будет показано в разделе 5.4. Их идея заключалась в определении паттерна (m, n) путем сравнения графиков уравнений (4.30) и (5.1), представляющих $\ln R$ как функцию d, с графиками

установленных ими соотношений между измеренными величинами R и d. Кроме того, данная методика позволяла им видеть, являлась ли встречная пара близкой или далекой от ортогональности. Но они не определяли угол пересечения γ встречных парастихийных пар. Как будет показано в дальнейшем, уравнение (4.12) позволяет нам находить этот угол сразу. Дело в том, что в цилиндрической решетке процедура аппроксимации может проводиться математически, а не численно, и она приводит к уравнениям (4.12) и (4.31), которые дают непосредственные значения угла пересечения, тогда как уравнение (5.1) требует сложных методов вычисления этого угла.

Из следующих разделов станет ясно, что для получения лучших результатов требуется проведение теоретической оценки R на основании уравнения (4.12), обобщающего (4.31). Подстановка значений наблюдаемых параметров γ и (m, n) в таблицу определения паттернов (таблица 4.3) обеспечивает достоверную оценку R, решая, таким образом, случай 3 из таблицы 4.2. В разделе 5.4 будет показано, как определять значение γ по R и явной паре (m, n) (случаи 2 и 4 в таблице 4.2). В разделе 5.5 будет изложен метод определения (m, n) по измеренным значениям R и угла пересечения явной парастихийной пары и расчетному значению d (случаи 5, 6 и 7 из таблицы 4.2).

5.4. Оценка филлотаксисных паттернов

5.4.1. Метод Максимовича – Эриксона

Максимович и Эриксон [506] предложили метод для оценки филлотаксисных паттернов, основанный на оценке пластохронного отношения R и угла расхождения d. В своем подходе они считали эти два параметра постоянными. Поскольку срез апикальной меристемы побега имеет неправильную форму и изменяется в каждом пластохроне, его центр невозможно определить объективно. Исходя из этого, предложенный ими способ определения R и d основывается на измерении длин хорд между принятыми центрами трех последовательных примордиев; эти центры представлены в старших примордиях ранее сформированными сосудами протоксилемы. Если обозначить через d_1 длину хорды между центрами примордиев 1 и 2, а через d_2 длину хорды между центрами примордиев 2 и 3, то наибольший угол между этими хордами равен d и $R = d_1/d_2$.

В случае обработанного гиббереллловой кислотой *Xanthium* Максимович и Эриксон изобразили на графике средние значения $\ln R$ как функцию средних значений d. Затем они наложили на экспериментальную кривую теоретические кривые для различных паттернов (m, n), построенные по

уравнениям (4.30) и (5.1), представляющим паттерны с ортогональными парастихами и паттерны с касательными окружностями на плоскости, соответственно. Они пришли к выводу, что система подверглась апикальному расширению и перешла от (2, 3) к (5, 3) под влиянием регулятора роста. Поскольку экспериментальные точки находятся рядом с точкой пересечения теоретических линий для паттерна (5, 3), они заключили, что встречные парастихи пересекались почти ортогонально. Затем они представили смежные изображения листочков, то есть проекции смежных кругов на конической поверхности на плоскость, напоминающие форму примордиев, наблюдаемых на поперечных срезах (описываемую разновидностью уравнения (5.1), выведеннного Ван Итерсоном и учитывающего угол при вершине конической поверхности). Оказалось, что точки данных были «несколько ближе» к новым теоретическим линиям. Этими авторами было отмечено изменение R от среднего значения 1.35 к среднему значению 1.19, но никакого значительного изменения угла расхождения, который оставался приблизительно равным 139°. Таким образом, можно считать эти два значения R верными.

На основании рис. 6 из их книги, изображающего поперечный срез, который дает значение $R = 1.35$ для контрольных апексов, ясно, что генетическая спираль может быть начерчена путем соединения точек последовательно закладываемых примордиев согласно их увеличивающемуся размеру. Далее легко заметить (и это будет теоретически подтверждено в следующем разделе), что оба паттерна (2, 3) и (5, 3) явные, в то время как авторы утверждают, что явный только паттерн (2, 3). Вместо того, чтобы использовать метод Максимовича – Эриксона для получения паттерна (m, n), мы можем использовать экспериментально определяемое значение (m, n), чтобы определить другой филлотаксисный параметр — угол пересечения встречной парастихийной пары. Максимович и Эриксон просто упоминают, что «контрольные апексы не соответствуют никакому ближайшему ортогональному паттерну». Их метод не позволяет определить значение γ. Угол может быть вычислен по таблице 4.3: для $R = 1.35$ можно найти, что $\gamma \approx 114°$ для $(m, n) = (2, 3)$, и 66° — для $(m, n) = (5, 3)$. Это означает, что видимые встречные пары одинаково далеки от ортогональности (равная разница в 24°).

Для обработанных кислотой апексов с $R = 1.19$ паттерн (m, n) не может быть точно оценен по рисункам авторов. Из таблицы 4.3 с $R = 1.19$ ясно, что $m + n$ может принимать любые целочисленные значения. Действительно, каждый столбец и каждая строка, слева направо, стремится к 1, а каждая строка справа налево уходит в бесконечность. Но значения угла расхождения, измеренные Максимовичем и Эриксоном, все же позволят нам определить паттерн. Зная, что для обработанных апексов среднее зна-

чение угла расхождения является близким к 137.5°, по таблице 2.1 можно определить, что явная пара выражается двумя последовательными числами из главной последовательности. Тогда по таблице 4.3 мы ищем значение $R = 1.19$ в строках с $m + n = 3, 5, 8, 13, \ldots$ и углом γ, ближайшим к 90°. Мы находим, что $\gamma = 93°$ и $(m, n) = (3, 5)$, таким образом подтверждая и уточняя результаты Эриксона и Максимовича. Но предыдущее обсуждение показывает, что переход в филлотаксисе менее значим, чем утверждают эти авторы, учитывая, что в контрольных апексах паттерн (3, 5) уже вполне видимый — столь же видимый, как паттерн (2, 3), о котором они сообщали.

5.4.2. Первый метод, использующий таблицу определения паттернов

В данной книге предлагается метод оценки филлотаксисных паттернов при помощи таблицы 4.3, составленной на основе математической модели, которую описывает уравнение (4.12). Эта таблица является гибким, точным и очень удобным методом для «автоматического» определения паттернов. Она не основывается на ортогональности и дает значения угла пересечения встречных парастихийных пар. Учитывая, что применение таблицы 4.3 основывается на таблице 2.1, сделаем дополнительные замечания по поводу последней. Предельные углы расхождения, соответствующие нормальному филлотаксису, то есть $360(t+\tau^{-1})^{-1}$, становятся очень близкими друг к другу, когда t выходит за пределы значений 6 или 7. В этих случаях может быть трудно решить, какой последовательности соответствуют имеющиеся данные. Но когда t равно 2, 3 или 4, а измеренные значения d тесно группируются вокруг значений 137.5°, 99.5° или 78°, последовательность будет легко идентифицировать по таблице 2.1.

Другими словами, близость измеренных углов расхождения к одному из этих предельных углов несет информацию о типе рассматриваемой последовательности. Видимые встречные парастихийные пары определяются последовательными числами из последовательности. Ричардс [636] описал это следующим образом: соотношение между пластохронным отношением и углом пересечения парастих не подвержено серьезному влиянию таких отклонений расхождения от идеальных углов, какие обычно встречаются в апексах. Этот вопрос обсуждается далее в разделе 5.5. Многие авторы пытались изобрести способы для получения точного значения предельного угла расхождения. Однако одна и та же филлотаксисная система, выраженная последовательными членами соответствующей последовательности из таблицы 2.1, может давать значения угла в пределах более или менее широкого интервала вокруг предельного угла.

Пересмотрим два только что проанализированных случая ($R = 1.35$

и $R = 1.19$). Было установлено, что угол расхождения варьируется приблизительно между 132° и 145°. Из этого следует, что соответствующая последовательность — $\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots \rangle$ и видимые встречные парастихийные пары выражаются числами из этой последовательности. Для случая, где $R = 1.35$, явная пара должна находиться среди видимых пар (1, 2), (3, 2), (3, 5), (8, 5), ... Затем по таблице определения паттернов находим значение $m + n$, которое дает значение γ, наиболее близкое к 90°: $m + n$ равно 5 или 8, то есть $(m, n) = (2, 3)$ и (5, 3), как уже было отмечено на графиках Эриксона и Максимовича. Наконец, мы получим паттерн (5, 3), только если R уменьшается. Применение гиббереллловой кислоты дало более низкое значение R и ортогональную систему (5, 3).

5.4.3. Оценка филлотаксисных паттернов *Proserpinaca* и *Xanthium*

Максимович и Эриксон [506] проанализировали рисунки 30–33 из книги Шмидта и Миллингтона [720], изображающие филлотаксис *Proserpinaca*. В результате они пришли к выводам, что апексы светолюбивых растений с $R = 1.285$ и $d = 138.3°$ образуют паттерн (2, 3), а апексы тенелюбивых растений с $R = 1.104$ и $d = 139.5°$ показывают паттерн (3, 5). Таблица 4.3 дает явную пару (3, 5) с углом пересечения 75° (пара (2, 3) дает значение 122°; эта пара более удалена от ортогональности), и явную пару (5, 8) с углом 74° (пара (3, 5) дает угол 120°). Максимович и Эриксон, очевидно, основывают свою оценку на контактных парастихийных парах, но их рисунки показывают, что контактные парастихийные пары отклоняются намного больше от 90°, чем принято в данной книге.

Эриксон и Мейсенхеймер [203], применяя метод, идентичный методу Максимовича и Эриксона [506], анализировали периодически индуцируемое изменение в филлотаксисе *Xanthium*. Углы расхождения в случаях освещаемых естественным светом и фотопериодически индуцируемых растений в основном группируются вокруг 137.5°, так что таблица 2.1 снова дает главную последовательность. Затем мы ищем в строках 3, 5, 8 и 13 таблицы 4.3 значения R (для каждого из шести дней эксперимента), отмеченные авторами для естественно освещаемых и индуцируемых растений. Наше заключение, совпадающее с выводами авторов, сводится к тому, что контрольные растения во всех случаях показывают паттерн (2, 3). Но предел погрешности измерений, о котором сообщают авторы, дает возможность появления паттерна (5, 3) у контрольных растений на шестой день эксперимента.

Тот же самый анализ для фотопериодически индуцируемых растений подтверждает результаты авторов для дней 2, 3, 4 и 5 — паттерн (2, 3) в дни

2 и 3, и паттерн (5, 3) в дни 4 и 5. Довольно легко можно получить более точные данные. Действительно, в день 3 также появляется паттерн (5, 3), что соответствует таблице определения паттернов. Следовательно, можно легко определить углы пересечения явных парастихийных пар. Средние значения R, отмечаемые день за днем для индуцируемых растений (1.556, 1.479, 1.353, 1.221, 1.150 и 1.142, соответственно), ясно указывают на паттерн (2, 3), переходящий в паттерн (5, 3). Однако Эриксон и Мейсенхеймер пишут, что в день 6 паттерн «лучше всего описывается как (5, 8)». Значение $R = 1.142$ в день 6 скорее указывает на паттерн (5, 3) с углом пересечения приблизительно 106°; паттерн (5, 8) видимый, но он немного более удален от ортогональности, имея угол пересечения приблизительно 58°. Даже микрофотоснимок фотопериодически индуцируемых растений, сделанный авторами на шестой день эксперимента, показывает паттерн (5, 3) и не является достаточно четким, чтобы можно было увидеть на нем паттерн (5, 8). Однако, учитывая среднеквадратические ошибки, о которых сообщают авторы, в дни 5 и 6 допускается, что паттерн (5, 8) будет более явным, чем (5, 3). Наконец, общее среднее значение $R = 1.317$ для индуцируемых растений дает паттерны (2, 3) и (5, 3), одинаково удаленные от ортогональности ($\gamma = 118°$ и 70°, соответственно).

5.5. Другие варианты применения таблицы определения паттернов

5.5.1. Практические ограничения филлотаксисного индекса Ричардса

Метод использования таблицы 4.3 намного более универсален, чем филлотаксисный индекс Ричардса (раздел 4.4). Этот индекс, как мы уже знаем, предназначен для определения целочисленных значений в случае ортогональных паттернов, выражаемых последовательными членами главной последовательности (см. задачу 4.4). Но значения индекса для всех других паттернов столь же отличны от целых чисел, как отличны значения R. Конечно, мы можем записать — как это сделал Ричардс — индекс, который даст целочисленные значения для ортогональных паттернов, соответствующих какой-либо иной, отличной от Фибоначчи, последовательности, но тогда для всех остальных последовательностей этот индекс снова будет давать десятичные знаки. Недостаток индекса Ричардса заключается не совсем в том, что, по словам Максимовича и Эриксона [506], он допускает предельный угол расхождения, равный только 137.5°. Недостаток состоит в том, что, даже допуская диапазон аппроксимаций для данного угла, ин-

декс не оставляет места для других подобных диапазонов вокруг других предельных углов расхождения.

Ясно, что значение R или филлотаксисного индекса не определяет паттерн. Зная, однако, что углы расхождения находятся близко к 137.5°, значение R или индекса позволит нам определить явную пару. Это, как и ранее, позволит нам заключить, что, например, когда $R = 1.35$ (P. I. = 2.5), то пары (2, 3) и (5, 3) одинаково удалены от ортогональности, а когда $R = 1.19$ (P. I. = 3), паттерн (5, 3) приблизительно ортогонален. Но углы пересечения парастихийных пар снова не определяются. Уильямс [894] и Швабе [738] успешно использовали этот индекс.

Что же происходит, когда система представляет углы расхождения, группирующиеся вокруг другого предельного угла расхождения? В этих случаях P. I. Ричардса неприменим и системы больше не «определяются в полной мере математически с помощью одного параметра» (Уильямс [894]). Индекс Ричардса — несовершенный метод, несколько искусственная функция. Таблица 4.3, основанная на модели-уравнении (4.12), обеспечивает приемлемый способ для анализа всех паттернов типа $J(m, n)$, при $J = 1, 2, 3, \ldots$, называемых многопарными паттернами (m и n относительно простые). Наконец, уравнение (4.12) заменяет формы индекса Ричардса, учитывая, что все они могут быть выведены из этого уравнения, как было показано в главе 4.

5.5.2. Второй метод, использующий таблицу определения паттернов

Как мы уже знаем, угол расхождения системы и видимые встречные парастихийные пары находятся в тесной взаимосвязи (глава 2). Предложенный выше метод оценки паттернов учитывает геометрическое соотношение между этими двумя понятиями, на основании которых была составлена таблица 2.1. Однако последовательности типа $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots \rangle$ и $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \ldots \rangle$ дают предельные углы расхождения 132.2° и 106°, соответственно. Эти углы находятся недалеко от значений 137.5° и 99.5°, соответствующих двум хорошо известным последовательностям. Учитывая, что измеренные углы расхождения могут значительно варьироваться вокруг угла, например, 137.5° и таким образом вносить сомнения относительно рассматриваемой последовательности, предлагается дважды проверять оценку паттерна приведенным ниже альтернативным методом (доказательство от противного).

Предположим снова, что $R = 1.35$ (см. раздел 5.4.1). Идея метода заключается в том, чтобы сначала найти строку в таблице 4.3 со значением γ, ближайшим к 90°. В нашем случае $m + n = 6$ и $\gamma = 94°$. Это означает, что

$(m, n) = (1, 5)$, или 2(1, 2), или 3(1, 1). Но углы расхождения, соответствующие этим паттернам (приблизительно 64°, 68°, и 60°; см. таблицу 2.1), находятся далеко от угла расхождения 139°, измеренного Максимовичем и Эриксоном. Так что мы должны искать следующее значение γ, более близкое к 90°. Значение $\gamma = 78°$ дает $m + n = 7$, означая возможные паттерны (1, 6), (2, 5) или (3, 4). Но снова соответствующие углы расхождения (54°, 151° и 100°) далеки от измеренного угла. Следующие значения γ — те же, которые мы получили первым методом, соответствующие паттернам (2, 3) и (3, 5), одинаково удаленным от ортогональности.

5.5.3. Оценка филлотаксисных паттернов *Chrysanthemum* и *Linum*

Применяя трийодобензойную кислоту (TIBA) к *Chrysanthemum*, Швабе [738] отметил резкое изменение как d, так и R. Значение R увеличивается от 1.47 до 1.65, d увеличивается от 136° до 158° (средние значения), и угол в последнем случае оказывается приближающимся к 180°. Максимович и Эриксон [506] сравнили данные с теоретическими кривыми (см. раздел 5.4.1) и пришли к выводу, что система Швабе изменилась от паттерна (2, 3) к двурядному паттерну (1, 1).

По данным таблицы 4.3, паттерн (2, 3) — явный, учитывая, что $\gamma = 100°$, но для обработанных кислотой апексов $d = 158°$, что все-таки далеко от угла 180°, соответствующего двурядному паттерну. Скорее, оно предполагает аномальный паттерн (2, 7) (см. таблицу 2.1 для 158°) с $\gamma = 36°$. На рисунках Швабе 1а и 1б изображены только пять и четыре примордия, соответственно. В первом случае весьма вероятно появление паттерна (2, 3), а в последнем случае могут быть проведены две закручивающиеся по часовой стрелке спирали, но паттерн (2, 7) еще не просматривается.

В качестве заключительной иллюстрации метода проанализируем данные Уильямса [894], который произвел детальное восстановление филлотаксисной системы *Linum*. Согласно Максимовичу и Эриксону [506], система показывает изменение от (1, 1) до (5, 8). Ясно, что мы имеем явный паттерн (5, 8), возрастающий постепенно к явному паттерну (8, 13). Это происходит со дня 8 ко дню 50 роста, когда углы расхождения уже достаточно плотно группируются вокруг значения 137.5°. В течение этого периода мы также имеем постепенное увеличение угла пересечения парастихийной пары, когда R уменьшается от 1.101 до 1.034: от 74° до 114° (в день 25, $R = 1.045$) для пары (5, 8) и от 66° (в день 25) к 86° и затем к 79° для пары (8, 13). Оценка Уильямса основывается на контактных парастихийных парах. Он предполагал единственную контактную парастихийную пару, в то время как другие контактные пары иногда явно просматриваются на его иллю-

страциях. В дни 11 и 18 мы можем заметить на них явную пару (5, 8) (в соответствии с таблицей 4.3) вместе с контактной парой (3, 5). В день 22 контактная пара совпадает с явной парой ((5, 8), $R = 1.049$, $\gamma = 110°$). Но в день 29 $(R = 1.041)$ происходит удивительный скачок обратно к контактной паре (3, 5), тогда как таблица 4.3 указывает на паттерн (8, 13) с углом $\gamma = 70°$ ($R = 1.041$ также дает паттерн (8, 5), но более удаленный от ортогональности, $\gamma = 118°$).

Интересно, что оценка Уильямса местами совпадает с оценкой, основанной на таблице определения паттернов. В день 15 он действительно пришел к выводу, что «мы наблюдаем ортогональную систему (5, 8), что не должно подвергаться сомнению на основании того факта, что тот же самый апекс определяется как (3, 5) на основе контактных парастих». Таблица 4.3 действительно указывает на паттерн (5, 8) $(R = 1.073)$ с углом пересечения 90°. Более того, из таблицы 4.3 видно, что в день 50 угол пересечения явной пары (8, 13), приблизительно равен 79° $(R = 1.034)$ и соответствует интерпретации Уильямса, по которой система «поднимается» к ортогональной системе (8, 13). Однако в день 39 система (8, 13) была ближе к ортогональности $(R = 1.030)$ с углом пересечения приблизительно 86°, в то время как в день 43 Уильямс отмечает контактную пару (3, 5)!

До дня 8 в данных Уильямса значения угла расхождения «широко колеблются между 180° и 90°». Применяя альтернативный метод, изложенный в разделе 5.5.2, можно определить, что в данном случае возможно появление многих паттернов, таких как нормальные паттерны (2, 3) и (3, 4), аномальные паттерны (2, 5) и (2, 7) и кольцевой паттерн 3(1, 1). Когда растущая система содержит мало примордиев, преждевременно судить, какая система получится в конечном итоге, хотя день 1, с двумя примордиями, показывает что-то, что является или может стать двурядным паттерном, а день 4 (с шестью примордиями) предполагает перекрест. Иллюстрация Уильямса в день 4 показывает также контактные паттерны (1, 2), (2, 3), и (2, 5) . . ..

Иными словами, таблица 4.2 открывает возможности предложенного в книге нового метода, благодаря которому филлотаксисные параметры могут быть определены из данных наблюдения. Был представлен алгоритм анализа данных об активности апекса побега. Примеры использования предложенного метода показали его универсальность и надежность. Был пересмотрен ряд других методов оценки паттернов, возможных благодаря аллометрической модели. В главе 8 будет показано, что кольцевые паттерны ведут себя подобно многопарным системам, позволяя нам, таким образом, использовать таблицу определения паттернов как для кольцевых, так и для спиральных паттернов.

5.6. Трудности, связанные с распознаванием паттернов

5.6.1. Сбор данных и нормальные кривые Фуджиты

На этапе создания теории существенные наблюдения и доступные факты имеют первостепенное значение. На основании именно этих данных строятся теории и модели, и с их же помощью теории и модели подтверждаются или признаются несостоятельными. Часто в научном мире теоретические концепции опровергаются данными экспериментов или наблюдений. С другой стороны, когда данные наблюдений собраны, исследователь может легко пропустить их отклонение, если он недостаточно осведомлен о присущей данному методу погрешности. Также не имеет смысла строить или подтверждать теорию на основании плохо установленных фактов, когда недостатки обнаруживаются в методологии сбора данных, или имеет место слабое понимание используемых основных понятий. Таким образом, первый шаг теоретика — исследование имеющихся данных и постижение их реального значения. Адлер [9] утверждает, что предыдущие неудачи в решении загадки филлотаксиса были частично связаны с ошибочными методами, используемыми при построении теорий или при сборе данных наблюдений. Он подчеркивает скрытые ошибки рассуждения в сообщениях Тайта [804], Швенднера [742] и Томпсона [815], а также методологические недостатки в организации данных у Дэвиса [156]. Учитывая все это, рассмотрим представленные Фуджитой графики распределения частот углов расхождения.

Филлотаксисные гистограммы Фуджиты [235] оказались необъяснимыми, когда их сравнили с результатами и наблюдениями в данной области. Фуджита измерил и округлил до ближайшего целого тысячи углов расхождения для систем (1, 2), (2, 3), (3, 5), (5, 8), (8, 13), (13, 21), (2, 4), (4, 6), (6, 10) и (4, 7). Для каждой системы и для каждого вида растений Фуджита начертил графики распределения частот углов расхождения в виде функции этих углов. Он получил приблизительно нормальные кривые с максимумами в соответствующих предельных углах расхождения: 137.5° для первых шести систем, 68.75° для следующих трех и 99.5° для последней. Для всех видов, показывающих систему (2, 1), Робертс [659] начертил ту же функцию; он сделал то же самое для всех видов, у которых Фуджита наблюдал систему (3, 2). Очевидно, результирующие графики — также приблизительно нормальные кривые с центром в 137.5°, на которых, как и на графиках Фуджиты, видны два небольшие максимума: для обеих систем в 132°, в 140° для (2, 1) и в 142° для (3, 2). В случае систем (2, 1), Фуджита измерил 266 углов у трех видов, а для систем (3, 2) — 2 385 углов у тринадцати видов. Та

же работа была проведена для других систем, например, 2 201 измерение у девяти видов в группе систем (5, 3), и так далее.

Теорема главы 2 гласит, что для систем (2, 1) и (3, 2) углы расхождения должны заключаться в интервалах [0°, 180°] и [120°, 180°], соответственно. Теорема не дает никакого приоритета какому-либо углу из этих интервалов. Почему кривые распределения частот должны быть приблизительно нормальными кривыми, центрированными вокруг угла Фибоначчи? Как можно рационализировать кривые Фуджиты? Учитывая, что мы имеем дело со статическими наблюдениями, которые могут быть проведены в любое время в течение жизни растения, и учитывая, что нужно быть осторожным с такими понятиями, как конечность или стремление со стороны части растения к углу Фибоначчи, мы вынуждены ожидать, что кривые распределения частот этих систем будут горизонтальными линиями, выражающими равномерное распределение вероятностей. Кроме того, предположение о том, что распределение будет плотнее вокруг угла Фибоначчи, как в случае систем (8, 5) или (13, 8), автоматически допускает конечность в более низких системах из-за возможного возрастания филлотаксиса.

Можно предположить, что описание Фуджиты — не просто обычный перечень частот появления. Перед обработкой экспериментальных данных и построением графиков Фуджита должен был идентифицировать системы в каждом случае, который он анализировал, и измерить углы расхождения. Следовательно, ему не мешало бы составить протокол, который включал бы определение центров примордиев различных форм и апекса. В научных статьях, в которых биологи описывают свои наблюдения и эксперименты, обычно присутствует раздел, озаглавленный «Материалы и методика». Методика сбора и интерпретации данных Фуджитой не описывается. Это, конечно, не подразумевает, что таковой не существует. Из статьи Фуджиты [234] мы просто узнаем, что он исследовал множество видов, что он делал срезы апикальных почек побегов, что он наблюдал парастихи в почках, часто отличные от встречающихся в зрелых органах (где числа обычно ниже), и что он наблюдал у двудольных переход от перекрестного к спиральному расположению листьев. Подобное описание несколько отлично от ожидаемого протокола.

Работая с системой (3, 2) у *Xanthium*, Максимович и Эриксон [506] определили среднее значение расхождения 139.4°, хотя было разумно ожидать 137.5°. Они пишут, что «Фуджита не дает детальные руководства для измерения углов расхождения, и поэтому каждый, возможно, имеет право подвергать сомнению универсальность угла 137.5°», сомневаясь, что этот угол даст максимум, как на графиках Фуджиты.

Предмет обсуждается далее в приложении 6, где для читателя пере-

числяются возможные недостатки методологии Фуджиты. Там же вносится предложение об интерпретации нормальных кривых Фуджиты. Кроме того, представлено обсуждение неудачной попытки Робертса [659] по рационализации этих кривых и согласованию их с теорией контактного давления филлотаксиса. Теория контактного давления предсказывает существование интервалов для расхождения, вложенных в интервалы, определяемые теоремой главы 2, и не выделяет какой-либо конкретный угол в интервалах.

Ценность исследования Фуджиты заключается по крайней мере в том, что на его основании мы можем сделать выводы, касающиеся относительных частот появления определенных типов паттернов; польза этих выводов перекрывает общие недостатки исследования. На базе исследования Фуджиты мы можем выдвинуть факт, статистически установленный из обработанных данных, взятых из многих источников: филлотаксис Фибоначчи более распространен, чем двупарный филлотаксис, который встречается чаще, чем филлотаксис, основанный на последовательности Люка (называемой также последовательностью Шоута и первой дополнительной последовательностью). Тема относительных частот развивается в главе 7.

5.6.2. Интерпретация специфических решеток

Рассмотрим решетку на рис. 5.2. Учитывая, что данная решетка является регулярной, мы можем анализировать парастихийные пары, выбрав на ней произвольную точку, например 15. Очевидно, что точки 12 и 13 находятся ближе к 15, чем любая другая точка решетки. Кроме того, точки 12 и 13 находятся с разных сторон от оси, которую я провел от точки 15 (самая жирная линия). Это означает, что пара (15–12, 15–13) = (3, 2) является видимой встречной парастихийной парой. Можно убедиться, что она также явная парастихийная пара и что филлотаксис системы равен (3, 2). Следующая точка, расположенная вблизи от точки 15, — точка 10, находящаяся с точкой 12 по разные стороны от оси. Это означает, что пара (15–12, 15–10) $= (3, 5)$ — видимая встречная парастихийная пара. Для данных выбранных точек, пара (8, 5) также очевидно видимая и встречная. Тогда паттерн, представленный на этом рисунке, соответствует последовательности $\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \rangle$, а филлотаксис (3, 2) должен стать филлотаксисом $(3, 5)$ и в конечном счете филлотаксисом (8, 5), благодаря сокращению возрастания, или расстояния между узлами.

Паттерн на рис. 5.2 представляет собой точную реплику одной из решеток Загорски-Марек ([914], с. 1846, рис. 1). Она предлагает отличную интерпретацию паттерна, основываясь на последовательности $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots \rangle$ и парах (3, 8) и (11, 8). Этой последовательности соответствует угол расхо-

ждения 132.18°, как это может быть доказано с помощью основной теоремы главы 2 (более точно — по диофантову алгоритму), и этот угол имеет значение, близкое к углу Фибоначчи. Загорска-Марек рассматривает ось, проходящую между точками 15, 12, 7, 4, ... Но если эта ось, проведенная от точки 15, проходит между точками 4 и 7, пары (2, 3) и (5, 3) — все еще явные пары. Точки 7 и 4 намного более удалены от точки 15. Мы также замечаем, что угол, образуемый точками 12-15-13, является тупым, тогда как угол, образуемый точками 12-15-10, является острым; это означает, что филлотаксис возрастает от (2, 3) к (5, 3). На графиках Загорски-Марек (рис. 1 в ее книге) для последовательностей $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$ и $\langle 3, 8, 11, 19, \ldots \rangle$ можно увидеть, что на двух различных сетках линий относительные расположения точек по существу те же самые, если не обращать внимание на проведенные оси.

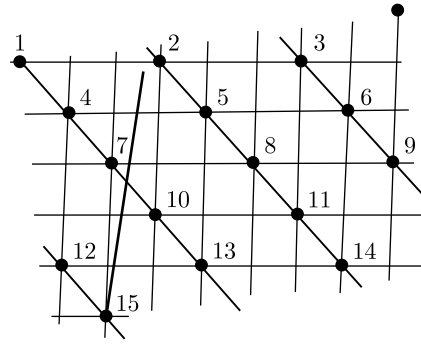


Рис. 5.2. Регулярная решетка точек, представляющих центры примордиев на поверхности стебля. Генетическая спираль проходит через последовательные примордии. Семейство из 3 парастих, соединяющих примордии $3(3, 6, 9, 12, 15, \ldots$; $2, 5, 8, 11, 14, \ldots$; $1, 4, 7, 10, 13, \ldots)$, и семейство из 8 парастих, соединяющее их в 8 рядов. Линия, проведенная мною от точки 15 и проходящая справа от точки 7 и слева от точки 2, предположительно параллельна оси растения. Пары (3, 2) и (3, 5) (не показаны) — видимые и встречные. Пары (3, 8) и (11, 8) — ни встречные, ни явные

В обеих интерпретациях пары (2, 3) и (5, 3) явные. Главное различие между этими двумя интерпретациями, если они обе считаются полезными, обусловлено предполагаемой осью побега растения. Это указывает на необходимость тщательного вычерчивания данной оси в натуральных образцах. Такая задача, однако, представляет определенную трудность при наблюдении взрослых растений, в силу искажений начальных соотношений на апексе побега, связанных с последующим ростом и увеличением расстояния

между узлами. Черч [114] часто подчеркивает, что современная ботаника не может извлечь достаточно информации из картины, наблюдаемой глазом на взрослом побеге растения, что прямо указывает на целесообразность изучения филлотаксисных паттернов прежде всего там, где они зарождаются (в почке), а не в том виде, в котором они наблюдаются в развитых побегах.

Рассмотрим рис. 5.3 Загорски-Марек [914], представляющий поверхностный вид концевого побега экземпляра *Abies balsamea*. Изображеный на этом рисунке паттерн был интерпретирован как паттерн (7, 11), соответствующий последовательности $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$, в верхней и нижней зонах побега, и паттерн (8, 11), принадлежащий последовательности $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots \rangle$ — в средней зоне побега. Данная интерпретация основана на использовании контактных парастихийных пар, образованных царапинами иглы, и учитывает: 1) линии соединения, прочерченные между точками решетки, линии, не соединяющие ближайших соседей (таким образом, не образующие явных пар); 2) существование двух зон дислокации паттернов, которые, предположительно, находятся в местах, указанных стрелками на рис. 5.3.

Было бы удивительно, если бы растение осуществило переход от паттерна (7, 11) к (7, 11) через паттерн (8, 11). Тогда растение произвело бы одну парастиху, а затем потеряло бы одну. Такой феномен, конечно, возможен (см. раздел 8.3), но, вероятно, здесь имеет место тератогенный случай. Оставляя в стороне основание для этой интерпретации, мы можем получить следующую интерпретацию точечной решетки, выглядящей достаточно регулярной.

Схема на рис. 5.3 может быть проанализирована способом, показанным на рис. 5.4: (1) в основании: (7, 11) — видимая или контактная парастихийная пара, но (3, 4) — явная парастихийная пара; (2) у верхушки: (7, 11) и (3, 4) — контактные или видимые встречные парастихийные пары, но (7, 4) — явная парастихийная пара. Это означает, что мы наблюдаем природный феномен, называемый «возрастающий филлотаксис», где паттерн развивается по последовательности $\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots \rangle$, от (3, 4) (у основания побега) к (7, 4) (у верхушки). Средняя зона представляет собой зону перехода между двумя стадиями роста и выглядит, как на рис. 5.4, где средняя зона показывает одновременно филлотаксис с числами (3, 4) и (7, 4). Еще один признак, подтверждающий предлагаемую нами оценку, — то, что примордии в верхней зоне на рис. 5.3 располагаются плотнее, чем в зоне основания, так же, как на рис. 5.4. В этом случае филлотаксис системы подвергся бы непрерывным переходам в той же самой последовательности, вместо двух разрывных переходов в двух различных последовательностях с не явными парастихийными парами.

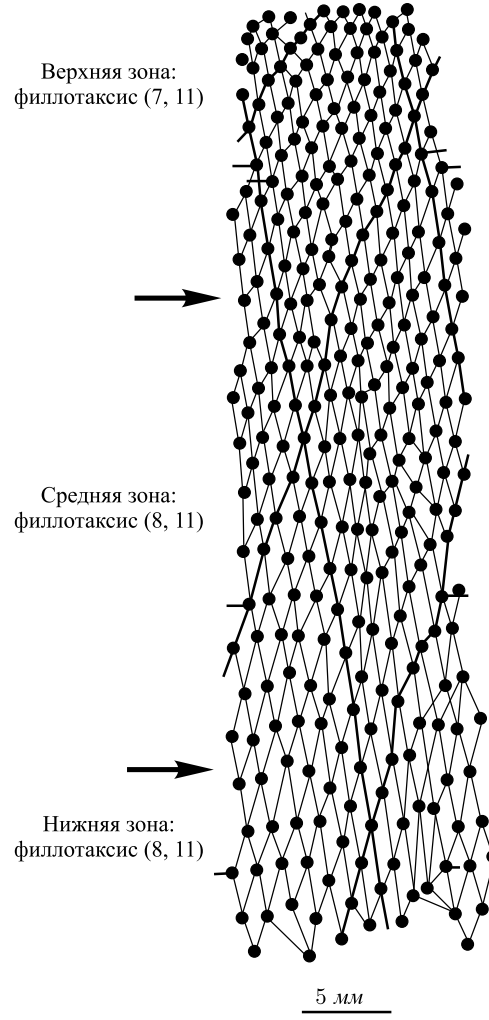


Рис. 5.3. Плоское представление царапин иглы на поверхности цилиндрического концевого побега двенадцатилетнего дерева *Abies balsamea*. Горизонтальные черточки от двух точек, находящихся на одном уровне, означают, что они изображают одну точку (Загорска-Марек [914].)

5.6.3. Интерпретация филлотаксисных дробей

Как мы узнали из главы 2, параметры (m, n) и d тесно связаны (см. таблицу 2.1). Это объясняет, почему первая строка в таблице 4.2 указывает, что знания (m, n) и d не достаточно, чтобы охарактеризовать паттерн (явная пара неизвестна). Однако некоторые авторы оценивают паттерн по единственному параметру — например, по значению филлотаксисной дроби 2/5, представляющей угол 144°. Это значение одинаково удалено от угла Фибоначчи и от угла 151° для главного случая аномального филлотаксиса, так что в данной системе, вероятно, будут присутствовать два вида спиральных паттернов. Кроме того, вычислительный алгоритм главы 2 определяет две последовательности видимых встречных парастихийных пар для каждого рационального угла расхождения. Исследуем этот вопрос подробнее.

Иногда определение паттернов оказывается очень сложным, встречаются даже неопределяемые (например, нарушенные паттерны, рассматриваемые в разделе 8.6.4.) Случай *Pinus halepensis* очевидно проблематичен. Крафтс [131] пишет, что «после тщательного изучения филлотаксис *Pinus halepensis* оказался 5/14, $\langle \ldots \rangle$ хотя такой паттерн встречается редко, тщательный анализ анастомоза пучков сосудов в верхнем стебле доказал, что именно он присутствует в данном случае». То, что Крафтс называет филлотаксисом растения, является, очевидно, филлотаксисной дробью, аппроксимацией значения угла расхождения между последовательно закладываемыми примордиями. Последующее обсуждение этой специфической филлотаксисной дроби имеет своей целью показать, что мы должны быть очень осторожны, делая выводы о существовании специфической последовательности целых чисел на основании филлотаксисной дроби.

С начала изучения филлотаксиса было известно, что не существует такого явления, как совмещенные примордии в спиральных системах (О. Бравэ и Л. Бравэ [75]). Дробные расхождения Шимпера [719] и Брауна [72] представляют только первое приближение к истинным значениям. Спиральность заключается в отсутствии реальных ортостих (парастих, теоретически параллельных оси растения). Но допуская, что два примордия p (обозначенный 0) и q приблизительно совмещены, как на покрытом листвой стебле (где начальные соотношения были искажены удлинением), мы получаем филлотаксисную дробь. Когда она принимает значение 5/14, это означает, что для того, чтобы пройти от p к q (обозначенному 14) по кратчайшему пути вдоль промежуточных примордиев на стебле, мы сделали 5 оборотов вокруг стебля и насчитали 14 примордиев, исключая p.

Мы склонны думать, что паттерн экземпляра Крафтса принадлежит последовательности $\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots \rangle$ (знаменатель дроби должен при-

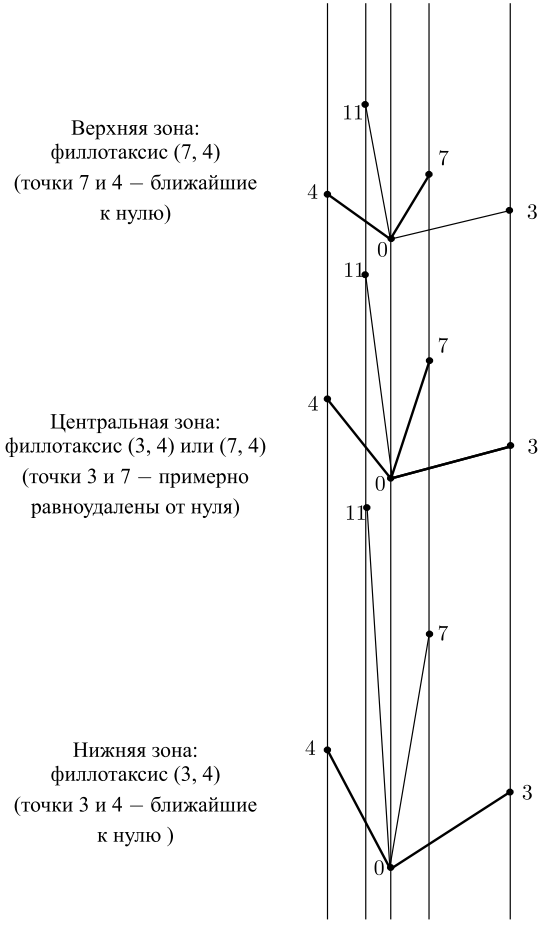


Рис. 5.4. Интерпретация рис. 5.3, показывающая филлотаксис, возрастающий по первой дополнительной последовательности. Точки изображают центры примордиев, находящихся на царапинах и группирующиеся вокруг нуля. Примордий 7, как видно, постепенно замещает примордий 3 в качестве ближайшего соседа к нулю, по мере продвижения вверх по рисунку, при одновременном сокращении межузельных расстояний. В конце концов точка 11 заменит точку 4 и мы получим филлотаксис (7, 11)

надлежать последовательности; см. главу 2). Но угол расхождения, соответствующий этой последовательности, равен 78°, а дроби 5/14 соответствует угол $360° \times 5/14$, то есть 128.6°. Однако паттерн может принадлежать последовательности $\langle 3, 14, 17, 31, \ldots \rangle$, давая угол расхождения приблизительно 127.6°, или последовательности $\langle 3, 11, 14, 25, 39, \ldots \rangle$, давая угол около 129.3°, и т. д. Это означает, что, имея единственную филлотаксисную дробь, возможно отнести ее ко многим другим, составить множество возможных интервалов расхождения, и, таким образом, много возможных парастихийных пар из различных последовательностей.

Но если единственная дробь может определять видимые встречные парастихийные пары из различных последовательностей в спиральных системах, то две такие дроби могут определять видимые встречные пары из одной последовательности типа Фибоначчи. Если филлотаксис возрастает, то для получения второй значимой дроби нужно продолжать движение вверх и вокруг стебля к другому примордию q', который кажется приблизительно совмещенным с p и q, как было оговорено ранее. Затем, подсчитав, соответственно, число оборотов и встреченных примордиев, получаем искомую дробь. Знаменатели m и n дробей определят видимую встречную парастихийную пару (m, n). И если, например, нам нужно получить видимые встречные парастихийные пары (3, 14) и (14, 17) или (11, 14) и (14, 25), соответствующие последовательностям $\langle 3, 14, 17, 31, \ldots \rangle$ и $\langle 3, 11, 14, 25, \ldots \rangle$, тогда другие дроби должны быть, соответственно, 1/3 и 6/17 (q' имеет номер 17) или 4/11 и 9/25 (q' тогда обозначается 25).

Крафтс также отметил дробь 5/14 для *Taxodium distichum*. Но Фуджита [234] для этого растения определил филлотаксис (5, 3), соответствующий последовательности Фибоначчи. Теорема Адлера гласит, что угол расхождения в таком случае должен лежать в границах 1/3 и 2/5, то есть в интервале [120°, 144°], как это имеет место для 128.6° (5/14) и 137.5°. По вычислительному алгоритму главы 2 для $d = 5/14$ можно определить, что $(1, 2)$, $(3, 2)$ и $(3, 5)$ — видимые встречные парастихийные пары. Дробь 5/14 примерно равна дроби 5/13, вероятнее соответствующей главной последовательности.

Заключение

В первой части книги рассматриваются описательные аспекты филлотаксиса — в его центрическом, цилиндрическом и иерархическом представлениях. Кроме того, вводятся параметры, характеризующие филлотаксисные паттерны, и формулируется так называемая основная теорема филлотаксиса. Эта теорема должна быть фундаментом каждого учебного плана преподавания основ филлотаксиса, как при изучении ботаники, так и математики. Именно поэтому формулировка этой теоремы сопровождается наглядным представлением и вариантами ее приложений. В ходе изучения предмета читатель будет довольно часто встречаться с данной филлотаксисной теоремой.

Доказательства уравнений (1.5)–(1.9) и формулы Ричардса (4.30) для центрического представления приведены в контексте соответствующего представления в главе 4. Расчет цилиндрической решетки проводился в интервале $[-0.5, +0.5]$. Выбор такого интервала облегчает определение видимых встречных парастихийных пар. В ходе экспериментов было установлено, что ранее использованный интервал $[0, 1]$ иногда приводит к ошибкам при идентификации пар. Было предложено определение для видимой пары спиралей, которое обобщает понятие видимой точки, введенное Харди и Райтом, и дает более общие результаты (например, общая формулировка основной теоремы филлотаксиса в разделе 2.3.1 и положение П4.1 в приложении 4).

Было показано, что филлотаксисные паттерны являются, как правило, ветвящимися структурами, или иерархиями управления. С точки зрения многих биологических подходов можно сказать, что существует иерархическое управление ростом примордиев по закону удвоения, такому, например, как закон удвоения Лестибудуа – Болле. В формальном определении иерархий с простыми и двойными узлами использовались только L-системы и квадратные матрицы.

Несмотря на древовидное строение филлотаксисных иерархий, законы их формирования показывают, что они содержат петли (ритм), означающие, что отдельный процесс или структура повторяется много раз по принципу фракталов. Сэттлер [704] считает, что в целом такие иерархии являются

упрощенными версиями сетей, в которых некоторые связи игнорируются, и что понятие иерархии уместно, поскольку такие связи отражают более слабые взаимодействия, которыми можно пренебречь без существенной потери информации. Это соображение заслуживает особого внимания. Филлотаксисные иерархии составляют основу формального подхода, на котором основывается модель, анализируемая во второй части книги.

В главе 4 предлагается модель для практического распознавания паттернов с помощью таблицы определения паттернов (таблица 4.3), которая, как было показано в главе 5, дает возможность оценивать паттерны более точно, легко и быстро, чем позволяли другие методы. Модель выражает динамику взаимодействия между различными параметрами, характеризующими апекс растения: расхождением d, парастихийными парами (m, n), возрастанием r или пластохронным отношением R, углом пересечения парастих γ и пластохроном P. Поскольку филлотаксис является результатом взаимосвязи между размером апекса и размерами примордиев, модель, представленная в главе 4, позволила установить новые интересные соотношения между пластохроном P, объемным отношением Черча B и отношением площадей Ричардса A. Наконец, в главе 5 подчеркиваются некоторые трудности, возникающие при распознавании паттернов, — тема, которая будет пересмотрена в главе 7.

Часть II

Образование паттернов: ключ к загадкам

Введение

Наряду с описательными аспектами филлотаксиса, которым была посвящена первая часть книги, существуют более фундаментальные вопросы, которые рассматривают причины, обусловливающие появление филлотаксисных паттернов. Каким образом достигается такое строение растительных паттернов, представляющих иногда образцы необычайной, поразительной точности? Откуда исходит управление, благодаря которому в природе формируются красивые паттерны, о которых идет речь в этой книге? Существует несколько гипотез и математических моделей, разработанных для объяснения динамических и причинных аспектов формирования филлотаксисных паттернов. Основные гипотезы и (или) модели могут быть распределены по следующим категориям.

1. Физические. Гипотеза Сноу о первом свободном пространстве [776], согласно которой новый примордий формируется всякий раз, когда в растущем апексе появляется некоторое минимальное количество свободного пространства. Гипотеза прокамбиальных пучков Эзо [208] и Ларсона [445], настаивающая на акропетальном влиянии проводящих пучков на формирование листьев и образование паттерна. Гипотеза Плантефола [602, 604] (см. раздел 2.6), которая объясняет некоторые наблюдения, опираясь на гипотезу Сноу. Гипотеза Швенднера [742] и модель Адлера [4], в которых формирование паттерна основывается на взаимных физических контактных давлениях между примордиями. Изображенные Грином армированные паттерны клеток [264] и феноменологические картины выпяченной оболочки [269], на которых паттерны представлены как результат поверхностных напряжений между клетками.

2. Химические. Гипотеза, которая объясняет происхождение паттернов как следствие взаимовлияния диффузионных полей химических ингибиторов либо активирующих нутриентов, исходящих от существующих примордиев и (или) апекса побега (например, Шоут [724]; Ричардс [636]; Тьюринг [838]; Торнли [817]; Митчисон [545]; Вин и Линденмайер [841]; Янг [911]; Швабе и Клуэр [741]; Мэйнхардт [534]; Марзек [514]; Чепмен и Перри [108]). Согласно этой гипотезе, примордий возникает на том уровне апикального купола, где концентрация ингибитора или активатора находится ниже или выше критического порога. Что касается нутриентов, считается,

что примордии растут в размере в сторону областей высокой концентрации нутриентов (соревнование за питательные вещества), что было названо «химическим контактным давлением» (Робертс [659, 660]).

3. Глобальные. Изложенная автором общая теория филлотаксиса, в которой формирование паттернов рассматривается как вопрос иерархического управления примордиев, обусловленного принципом оптимальной конструкции. Теория включает модель, называемую объяснительной моделью филлотаксиса и представленную в главах 6 и 8.

Первые две категории гипотез и подавляющее большинство известных подходов исследуют вопрос в онтогенетическом ракурсе, в котором постулируется определяющая роль механизма апикального купола, то есть принимается, что именно он ответственен за образование паттернов. Задача подобных моделей состоит в том, чтобы с помощью набора предположений или чисто формальных алгоритмов (для использования компьютерной графики) попытаться как можно более реалистично воспроизвести рисунок, наблюдаемый, например, на апикальном куполе или на взрослых подсолнухах. Мы вынуждены признать, что на уровне фундаментальных вопросов, касающихся происхождения и функций филлотаксисных паттернов, эти гипотезы не способны оказать заметную помощь исследователю. Их можно использовать в попытках ответить на вопрос: «Как появляются паттерны?»

Вторая же часть этой книги главным образом строится на объяснительном подходе, рассматривающем вопросы: «Почему или каким образом появляются такие паттерны?», «Каковы их функции?», «Какой цели они служат в окружающей среде?» Основываясь на таком глобальном подходе, исследователь не пытается вообразить тонкий онтогенетический механизм, ответственный за построение паттерна, а следовательно, излишне упростить чрезвычайно сложные процессы, происходящие в дистальной зоне апикальной меристемы, в органогенной зоне которой закладываются примордии. Внутри апикального купола скрывается масса вопросов, на которые локальные модели не могут ответить. Часть этих вопросов связана с явлениями гомологии (подобные паттерны встречаются в других областях природы) и ветвления, а также с филетическим происхождением филлотаксисных паттернов. Подход, представленный во второй части книги, является в первую очередь глобальным, индуктивным, аксиоматическим, а затем дедуктивным, прогностическим и объяснительным.

Общая теория филлотаксиса, выдвигаемая автором, систематизирует совокупность знаний и включает следующие утверждения.

Филлотаксис имеет как математические, так и ботанические аспекты; все они затрагивают вопросы распознавания и образования паттернов.

Феномен филлотаксиса (главы 1, 2, 3) следует описывать посредством

динамической модели (модель автора, разработанная в главе 4), учитывающей поведение вовлеченных параметров и облегчающей задачу практического распознавания паттернов (таблица определения паттернов в главе 5).

Примордиальные паттерны — многоуровневые системы, которые могут быть представлены в виде иерархий управления (иерархическое представление филлотаксиса, изложенное в главе 3).

Филлотаксис включает эволюционный (главы 3, 8), системный (главы 10, 11), функциональный аспекты (главы 9, 12). В окружающей среде феномен филлотаксиса возникает как часть композиционной иерархии (включающей клетки, примордии, примордиальные паттерны и растения), характеризующейся феноменом **появления** (новые свойства появляются при движении от низших к высшим уровням композиционной иерархии; глава 11).

Модель филлотаксиса должна делать прогнозы (глава 6), сопоставимые с наблюдениями (глава 7), и охватывать все типы паттернов, спиральных и неспиральных (глава 8).

Модель должна предлагать экспериментальные испытания и последовательные решения филлотаксисных задач; она должна иметь объяснительную ценность и возможные приложения (главы 6 и 8).

Филлотаксисные паттерны следует моделировать согласно эволюционной классификации паттернов (глава 8), учитывая, что в ходе эволюции, вероятно, возникали дополнительные механизмы или управляющие факторы и накладывались на элементарные правила роста, которые в настоящее время довольно сложно идентифицировать.

Динамика филлотаксиса должна быть связана с универсальными и простыми законами роста, такими как **ветвление** (глава 3), **аллометрия** (глава 4) и **гномонический рост** (глава 11).

Образование паттернов может зависеть не только от определенного физико-химического процесса, одинаково важного для всех растений, и, следовательно, в моделировании филлотаксиса онтогенетические (локальные) допущения должны быть представлены как частные случаи более общих системных допущений (глава 9).

Преобладание филлотаксиса Фибоначчи должно объясняться системной (глобальной) моделью, учитывающей все аспекты задачи филлотаксиса — задачи фундаментальной оптимизации масштаба (главы 6, 8, 12).

Общая сравнительная морфология имеет особое значение для объяснения происхождения филлотаксисных паттернов, что связано с явлением **гомологии** (главы 10, 11, 12).

Формальная модель, или гипотетически-дедуктивное построение (глава 6), дает объяснение в общих терминах, которым можно придать частные

значения, и предлагает физическое основание, названное иерархическим управлением филлотаксиса (глава 3). Спиральные системы при этом представлены в виде иерархий. Иерархии могут быть образованы алгоритмически (с помощью матриц роста и L-систем) и упорядочены согласно увеличивающимся значениям параметра E_b, который можно назвать объемной энтропией. Этот параметр является функцией трех характеристик филлотаксисных паттернов и может быть определен количественно для каждой иерархии управления. Эти характеристики: сложность $X(T)$ иерархии до уровня T, стабильность $S(T)$ на уровне T и ритм роста с периодом w, который завершает цикл в пластохроне P_r, отражающем число узлов (примордиев) на уровнях от $T = 0$ до $w - 1$. Известный принцип оптимальной конструкции, сформулированный Розеном [669], принимает здесь форму принципа производства минимальной энтропии. Предполагается, что чем больше затраты энтропии в данном паттерне, тем меньше вероятность его существования. Этот принцип используется для проведения различий между иерархиями управления разных типов; при этом обнаруживаются углы и последовательности нормального и аномального филлотаксиса, наблюдаемые в природе.

Прогностическая ценность онтогенетических моделей довольно низка. В отличие от объяснительной модели, они не предлагают прогнозов, подобных тем, которые мы встретим в разделе 6.4, и не обладают объяснительными возможностями, которые мы представим в разделе 8.6. Модель контактного давления, кажется, предлагает аналитический алгоритм на базе прогнозируемого для контактирующих примордиев математического соотношения между углом расхождения d и возрастанием r. Согласно этому соотношению, точка (d, r) движется по четко определенной дуге окружности. Прогнозы же объяснительной модели можно непосредственно сравнивать с имеющимися данными. Это сделано в главе 7.

Глава 8 показывает, что объяснительная модель оперирует не только спиральными, но также и кольцевыми паттернами (например, двурядность и перекрест), которые представлены как частные случаи спиральных систем. Объяснительная модель может быть использована для прогноза существования таких паттернов, как однорядность и совмещенная димерия, а также для трудных случаев распознавания паттернов (например, у *Dipsacus* и *Costus*).

В главе 9 предлагается алгоритм, называемый τ-моделью (Джан [397]), и проводится сравнение этой модели с энтропийной моделью Марзека [514], объяснительной моделью Джана [366; 403], моделью Адлера [2; 4], а также моделью упаковки дисков Сюйдуна [907]. В частности, сравнивается порядок очередности различных спиральных паттернов, которые могут быть

спрогнозированы этими моделями. Показано, что более общие понятия (то есть основанные на более общих принципах), являются фундаментом для более комплексных моделей, благодаря которым становятся возможны обобщение и унификация существующих наработок. По мнению Рашевского [624], общие принципы могут придать очередным моделям большее постоянство.

Глава 6

Объяснительная модель

6.1. Необходимость определения энтропийных мер

6.1.1. Основополагающее понятие

В переводе с греческого, слово «энтропия» означает эволюцию. Физическое значение понятия энтропии весьма спорно; оно все еще считается не до конца ясным. По словам Пуанкаре, энтропия — «необыкновенно абстрактное понятие». Не существует абсолютно строгой математической формулировки термодинамических терминов. Винер [892] указал на необходимость расширения понятия физической энтропии, дав определение информации как отрицательной энтропии. Для Бриллюэна [78] информация и физическая энтропия имеют одну природу и увеличение энтропии соответствует потере информации.

Научная литература — по физике, по статистической теории коммуникаций и теории информации, по социальным и естественным наукам, по теории вероятности, теории графов и теории интегрирования Лебегу — содержит множество различных определений и формул энтропии и количества информации. Среди них мы встречаем топологическое и структурное содержание информации Рашевского [621] и Труччо [832, 833], определяемое на графах как мера их сложности, более известную энтропию множества вероятностей Шеннона – Уивера, определяемую как $I = -\sum p_i \log p_i$, формулу Хартли – Найквиста $I = -\log p$, где p — вероятность появления сообщения из n символов в урне, содержащей все сообщения, хроматическое содержание информации Мовшовица [552], энтропию измеримых функций и эпсилон-энтропию, а также абсолютную S-энтропию и взвешенную энтропию. Хейнс, Филлипс и Морфальд [317] приводят длинный список авторов, развивавших свои собственные понятия энтропии, определяя данную функцию и применяя ее к специфическому контексту. К сожалению, до сих пор форма математической функции не определена. Оже [21] развивал

понятие энтропии в композиционных иерархиях (значение понятия композиционной иерархии рассматривается в разделе 11.4; иерархии главы 3 — иерархии управления). Слово «энтропия», соответствующее основополагающему понятию дисциплины, имеет много значений, в которых могут, однако, обнаруживаться общие знаменатели, как, например, представление об энтропии разбиения.

Мовшовиц [552] приходит к выводу, что его исследования подчеркивают необходимость определения и исследования других мер, подобных энтропии. Для Бриллюэна [78] история развития науки предполагает, что ранее открытые научные законы довольно часто должны пересматриваться, исправляться и дополняться, чтобы появилась возможность расширить определяемую ими область. Жизнь напоминает борьбу против физических законов и второго принципа термодинамики, но упомянутые выше понятия и формулы энтропии, кажется, не рассчитаны на биологические проявления этих законов.

Шрёдингер [728] ввел понятие энтропии в естественных науках, развивая буквальную интерпретацию известной формулы $E = k \log D$, где D (большое число) — мера неупорядоченности и k — постоянная Больцмана ($1.38 \cdot 10^{-16}$ эрг/°C). Рашевский [625] предложил удовлетворительную функцию $P = A \log X$, напоминающую коэффициент отрицательной энтропии, причем каждый организм стремится к оптимальному P. Но в настоящее время известно, что энтропия живых организмов, которую можно назвать биоэнтропией, должна быть суммой двух факторов, один из которых представляет негэнтропию.

6.1.2. Филлотаксисная энтропия

Джан [357, 358, 365, 366, 393] был первым, кто ввел подобную энтропии функцию в филлотаксис. Понятие нутриента в гипотезе химического контактного давления Робертса [659] неявно обращается к энергии, внесенной в системы, то есть к негативной энтропии. Марзек [514] развивал модель филлотаксиса, основанную на понятии энтропии и представленную в разделе 9.5. Он определил, что возникающие естественным образом углы расхождения производят местные минимумы как в скорости производства энтропии из-за диффузии морфогена, так и в скорости потери энтропии из-за деградации морфогена. Ривье ([652], раздел 10.4.4) ввел понятие энтропии в своем кристаллографическом подходе. Барабе [27] утверждает, что переход от регулярной филлотаксисной системы к иррегулярной свидетельствует об изменении уровня энтропии, вызывающем изменение в параметрах системы. Грин ([269], раздел 12.2) полагает, что оболочка выпячивается,

чтобы достичь конфигурации с минимальной потенциальной энергией деформации и максимальной энтропией. Левитов [463, 464], а также Дуэди и Коудер ([190], раздел 12.3.3) полагают, что примордии производят структуру с минимальной общей энергией взаимодействия.

Ясно, что для более полного объяснения феномена филлотаксиса его необходимо рассматривать в контексте эволюции. Энтропия — первостепенное понятие в эволюционных теориях. Существует способ описания подобной энтропии функции как функции трех главных характеристик филлотаксисных паттернов, представленных в виде иерархий простых и двойных узлов (глава 3). В филлотаксисной иерархии мы можем определить параметры, способные отражать эти характеристики, а именно ритм w, сложность $X(T)$ и стабильность $S(T)$. Параметр w отражает порядок наименьшей матрицы роста, производящей иерархию, и T (= 0, 1, 2, 3, ...) — уровни иерархии (называемой также многоуровневой системой; см., например, рис. 3.17).

Считается, что стабильность связана с удвоениями. Два колеса на концах оси формируют более устойчивую систему, чем одно отдельное колесо. Если какой-либо объект не обладает достаточной структурной устойчивостью, природа стремится удваивать его. «Феномен стабилизации удвоением, благодаря его чрезвычайной простоте и эффективности, имеет фундаментальное значение» (Брютер [83]). Параметр $S(T)$, таким образом, представляет относительную частоту удвоений, то есть разветвлений (из двойных узлов) в иерархии до уровня T, по отношению к общему числу простых и двойных узлов. Например, в случае иерархии Фибоначчи $\langle 2, 3\rangle$ (рис. 3.1), хорошо видно, что мы имеем $S(1) = 1/2$ (одно разветвление из двух узлов на уровне 0), $S(2) = 3/5$ (три разветвления из пяти узлов на уровнях $T = 0$ и $T = 1$), $S(3) = 6/10$, $S(4) = 11/18$, и т. д. В случае иерархии Фибоначчи $\langle 3, 4\rangle$ (рис. 3.4), $S(1) = 1/3$, $S(2) = 4/7$ (четыре разветвления из семи узлов на уровнях $T = 0$ и $T = 1$), $S(3) = 4/7$, $S(4) = 3/5$, и т. д. Для сопровождающей иерархии порядка 3 (рис. 3.17) мы имеем $S(1) = 1$, $S(2) = 1/3$, $S(3) = 2/5$ (два разветвления из пяти узлов на уровнях $T = 0, 1, 2$), $S(4) = = 3/8$, и т. д.

Таким образом, мы нуждаемся в математически определенной формуле для $X(T)$, которое будет быстро возрастать при увеличении T. Один из вариантов такой формулы имеет вид

$$X(T) = \prod_{k=1}^{T} k^{f(k)},$$

где $f(k)$, при $k = 1, 2, 3, \ldots$, — число узлов на уровне k иерархии. Функ-

ция $f(k)$ (исследуемая в приложении 7) есть функция роста L-системы, производящей иерархию. Например, в иерархии $\langle 2,3\rangle$ (рис. 3.1), мы имеем $X(1)=1^3$, $X(2)=1^3 2^5$, $X(3)=1^3 2^5 3^8$, и т. д. Для сопровождающей иерархии порядка $w=3$ (рис. 3.17), $X(1)=1$, $X(2)=2^2$, $X(3)=2^2 3^3$, $X(4)=2^2 3^3 4^4$, и т. д. Параметры $X(T)$, $S(T)$ и $f(k)$ могут быть легко выражены при помощи показателей степеней матрицы роста, производящей иерархию. Другие функции для $X(T)$ могут быть выбраны так, чтобы функция $X(T)$ возрастала медленнее с увеличением T, но давала те же самые результаты (одна из форм записи такой функции приводится в положении 8 этой главы).

Мы пришли к первому варианту формулы энтропии E, связывающей необходимые параметры:

$$E(T) = -\log[S(T)/X(T)]. \tag{6.1}$$

Значение E быстро возрастает при увеличении сложности $X(T)$ и включает фактор $-\log S(T)$, представляющий негэнтропию. Могут быть исследованы также и другие комбинации $S(T)$ и $X(T)$. Ради выводов, которые будут получены исходя из этой установки, нет необходимости называть E энтропией, но интересно подчеркнуть, что уравнение (6.1) связано с формулами для энтропии. Например, энтропия единичного события с вероятностью появления p была определена Рени (1961) формулой $\log(1/p)$. При $p = 1/X(T)$ мы получаем $\log(1/p) = \log X(T) = -\log(1/X(T))$, то есть один из двух множителей в уравнении (6.1). Данное выражение представляет также энтропию набора $X(T)$ элементов и соответствует максимуму более общей энтропии $\sum p_i \log p_i$ при минимальных ограничениях. Приведем два положения, основанные на этих понятиях.

Положение 1.

(а) *Обозначая через $S_t(T)$ стабильность иерархии Фибоначчи $\langle t, t+1\rangle$ до уровня T, мы получаем:*

$$S_t(T) = [F_{T+1}t + F_T - 1 - t]/[F_{T+2}t + F_{T+1} - (t+1)], \quad t = 1,2,3,\ldots,$$
$$S_t(T) > S_{t+1}(T), \quad t = 1,2,3,\ldots,$$
$$S_t(T+1) > S_t(T) \quad \textit{для} \quad t > 1,$$
$$\lim{}_T S_t(T) = 1/\tau \quad \textit{для всех} \quad t.$$

(б) *При $t = 1,2,3,\ldots$ иерархия $\langle t, t+1\rangle$ имеет для всех T меньшее значение E, чем иерархия $\langle t+1, t+2\rangle$.*

(в) *Обозначая через* $S_w(T)$ *относительную частоту удвоений для сопровождающей иерархии порядка* $w = 2, 3, 4, \ldots$, *мы имеем:*

$$\lim_T S_w(T) > \lim_T S_{w+1}(T),$$
$$S_2(T) > S_w(T) \quad \textit{для} \quad w > 2, \quad \textit{и} \quad T = 2, 3, 4, \ldots.$$

(Это положение можно доказать, выполняя операции с матрицами; см. приложение 7.)

(г) *Среди иерархий Фибоначчи и сопровождающих иерархий иерархия* $\langle 1, 2\rangle$ (*то есть сопровождающая иерархия второго порядка*) *имеет максимальное значение* $S(T)$ *для всех* T *и минимальные* $E(1)$ *и* $E(2)$ (*эти две величины идентичны соответствующим значениям для сопровождающей иерархии порядка* $w = 3$).

Положение 2.

(а) *Для любого данного уровня* $T > 1$ *минимальное значение* $E^*(T)$, *которое* $E(T)$ *может принять во множестве всех иерархий с простыми и двойными узлами, равно*

$$E^*(T) = \log(2T - 1) + 2\sum_{k=1}^{T} \log k.$$

(б) *Среди иерархий, производимых матрицами роста порядка* $n \leqslant w$, *сопровождающая иерархия порядка* w *имеет минимальное значение* $E(T)$ *для* $T = 1, 2, 3, \ldots, w$, *с* $E(T) = E^*(T)$ *для* $T = 1, 2, 3, \ldots, w - 1$.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВО. Всякий раз, когда на последовательных уровнях, начинающихся с уровня $T = 1$, существует только два узла, $X(T)$ сводится к минимуму и равняется $\log(T!)^2$. В этом случае, если w_0 (аксиома L-системы; см. раздел 3.5) содержит один двойной узел, $\log S(T) = \log(2T - 1)$, и, следовательно, $E(T) = E^*(T)$. Если w_0 содержит два простых узла, $E(T)$ бесконечно.

Если на последовательных уровнях, начинающихся с $T = 1$, существует более двух узлов, то $X(T)$ сводится к минимуму $\log(T!)^3$. Если принять $S(T) = 1$ для всех T, тогда $E(T)$ сводится к минимуму $X(T)$, то есть величине, большей, чем $E^*(T)$ для $T = 3, 4, 5, \ldots$. Для $T = 1$ обе величины равны, а для $T = 2$ можно проверить, что $E^*(T)$ является наименьшей возможной энтропией.

Сопровождающей иерархией называют такую иерархию, для которой $E(T) = E^*(T)$ при $T = 1, 2, 3, \ldots, w - 1$. Если уровень $T = w - 1$ содержит два простых узла, то энтропия будет сводиться к минимуму $E^*(w)$; но

период ритма, который должен восстановить двойной узел, будет больше, чем w. Если уровень w содержит два двойных узла, то энтропия иерархии будет больше, чем энтропия сопровождающей иерархии порядка w.

6.2. Сравнение динамического и статического подходов

6.2.1. Принцип минимального производства энтропии

Исходя из положения 2, сопровождающая иерархия порядка w может быть названа *путем минимальной энтропии порядка* w. Если бы паттерн не имел никакого ритма, то значение w могло бы быть сколь угодно велико и путь минимальной энтропии был бы своего рода вихрем, в котором энтропия минимизируется для каждого значения T. Иерархия Фибоначчи имеет бóльшую энтропию, чем сопровождающая иерархия, по крайней мере начиная с $T = 3$. Но иерархии Фибоначчи имеют наименьший ритм ($w = 2$). Это могло бы быть преимуществом в трудных условиях роста (например, в нарушенных средах обитания по обочинам дорог и склонам гор). Когда $w = 2$, иерархия, которая минимизирует E для каждого последовательного значения T, согласно динамическому подходу есть иерархия $\langle 1, 2\rangle$, определяющая главную последовательность $\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$. Подобное свойство других моделей будет рассмотрено в главе 9. Таким образом, необходимо определить другой функционал E, способный преодолеть данное ограничение, и учитывать также и другие спиральные паттерны, в зависимости от соответствующего принципа энтропии.

Объемная энтропия иерархии или паттерна определяется как

$$E_b = -\sum_{T=1}^{w} \log(S(T)/X(T)), \tag{6.2}$$

где w — ритм иерархии, то есть порядок наименьшей матрицы роста, производящей эту иерархию (раздел 3.5.2). Мы ищем иерархию, которая будет минимизировать E_b в **пластохроне** P_r (в котором существует P_r примордиев). Величина P_r определяется следующим образом: это пластохрон, в котором завершается один цикл ритма роста, произведя петлю (цикл), и стартует новый цикл продуцирования примордиев по тем же самым правилам. Данная функция E_b не столь формальна, как кажется на первый взгляд; мы увидим, что эта функция связана с обычными параметрами филлотаксиса (положение 8).

Принцип минимального производства энтропии. Растение продуцирует примордии, и в P_r примордии составляют уровни иерархии с наи-

меньшим значением E_b. Тогда P_r узлов располагаются на уровнях $T = 0, 1, 2, \ldots, w-1$; величина w известна, и каждый последующий уровень иерархии определяется правилами производства L-системы, производящей иерархию.

Данный принцип, являясь частным случаем принципа оптимальной конструкции Рашевского [622, 623], был сформулирован Розеном [669] следующим образом: биологические структуры, оптимальные в контексте естественного отбора, являются также оптимальными в отношении минимизации некоторых функциональных затрат. Чтобы найти оптимальное решение задачи для конкретной конструкции, мы должны:

(а) определить класс всех возможных решений задачи, в нашем случае — иерархии, состоящие только из простых и двойных узлов;

(б) установить для каждого решения действительное число, которое представляет вовлеченные затраты, (E_b);

(в) произвести поиск минимального значения среди набора затрат.

Согласно Розену, все искусство и трудность применения принципа оптимальной конструкции заключается в нахождении соответствующего функционала.

Уравнение (6.2) выражает динамический подход до пластохрона P_r, в котором цикл продуцирования примордиев завершается, и статический подход после него, когда система становится ритмичной и детерминированной. Далее будет показано, что в P_r возникают только иерархии Фибоначчи $\langle n, m\rangle$. Если ритм устанавливается, угол расхождения системы становится предельным углом, соответствующим последовательности типа Фибоначчи $\langle n, m, m+n, 2m+n, \ldots\rangle$, согласно основной теореме филлотаксиса.

6.2.2. Частные понятия ритма

Изучением ритма в биологии занимается относительно новая дисциплина, называемая хронобиологией (Гауквелин [241]), которая опирается скорее на эволюционную, чем на декартову, или аналитическую методологию исследований. По словам Рейнберга [630], то, что ритмическая активность является фундаментальным свойством живой материи и может наблюдаться на всех уровнях организации, есть, с точки зрения хронобиологии, часть генетической наследственности видов. Биологический ритм проявляется как регулярная и прогнозируемая изменчивость, а один из первых аспектов временной структуры организма — преобладающий период ритма.

Эти общие концепции повторяют более частные филлотаксисные концепции Черча, согласно которым ритм затрагивает существенный механизм

формирования филлотаксисных паттернов и представляет собой один из самых фундаментальных законов живой протоплазмы. Черч рассматривает фактор, вызывающий ритм, как одну из самых фундаментальных проблем физиологии (Черч [116]). Для Черча [116] «каждая форма филлотаксисной конструкции ритмична и производит паттерн». В главе 3 было показано, что в иерархии Фибоначчи ритм выражается фактом, что каждый простой узел дает начало двойному узлу, а каждый двойной узел производит простой и двойной узел. Ритм должен быть представлен формулой, подобной формуле E_b, включающей в себя сложность и стабильность.

Объяснительная модель предлагает интерпретацию феномена филлотаксиса в формальных терминах, которым возможно придать специфические «физико-химические» значения. В данной модели понятие ритма может принять частные значения слова. Например, ритм может выразить путь, по которому нутриенты (морфогены), индуцирующие примордии, транспортируются в системе как в целостной структуре. Ритм может быть результатом координации различных относительных скоростей роста dY/Ydt веществ и размеров в апексе побега. Барлоу [35, 36] изучает различные аспекты ритмов в растениях и выдвигает, например, гипотезу о том, что чередование танина и нонтанина в клетках узлов и междоузлий *Sambucus nigra* показывает ритмическую активность в апексе, синхронизированную с закладкой каждого листа. Применяя коррелограммный анализ, братья Кумазава [438] показали, что для *Erigeron sumatrensis* изменчивость в длине междоузлия и в последовательных углах расхождения молодых и полнозрелых побегов ритмична и имеет период, равный 2.62 узла (или междоузлия), соответствующих одному обороту генетической спирали.

Ритм может быть выражением двумерного принципа генеративного резонанса, используемого Грином [264] на клеточном уровне, для воспроизведения двурядности или перекреста. По примеру Гоэбла [251], Грин уподобляет двурядный паттерн качающемуся маятнику. Грин [269] сравнивает перекрест с резонирующим листом металла, на котором наблюдается напоминающий картофельные чипсы рисунок, образуемый парами гребней и впадин, и связывает образование филлотаксисного паттерна с периодическими процессами продольной деформации. В биофизическом подходе Джезутасана и Грина [409], применявшемся для изучения перекрестного паттерна *Vinca major* на клеточном уровне, цикл, образующий паттерн, формируется из трех компонентов: целлюлозное армирование, формирование примордия и результирующие физические воздействия на цитоскелеты в пределах апикального купола. Различные виды паттернов, иногда наблюдаемых у различных экземпляров одного вида или даже у одного эк-

земпляра, приравниваются Грином [268] к различным самоупрочняющим резонансным гармоникам в бисере. Мы вернемся к этим идеям в главе 12.

Ритм присутствует также в филлотаксисной модели контактного давления. Пластохрон P_r, в котором цикл завершается (с P_r примордиями), в модели контактного давления Адлера может быть представлен как пластохрон P_c, в котором возникает контактное давление. Адлеровский максиминный принцип состоит в том, что в P_c центры примордиев сдвигаются вследствие роста, чтобы максимизировать, при увеличении собственных размеров, минимальное расстояние между ними. При этом система показывает филлотаксис (m, n). Когда контактное давление возникает, индуцируется ритм роста. Угол расхождения начинает колебаться (с убывающей амплитудой) между конечными точками вложенных интервалов (возрастающий филлотаксис), то есть интервалов, которые вложены в интервалы, определяемые основной теоремой главы 2. Этот процесс ведет к определенному предельному углу расхождения. Рост, таким образом, становится детерминированным в P_c так же, как он становится детерминированным в P_r, давая иерархию с минимальным значением E_b.

Результат, произведенный моделью контактного давления, частично соответствует главному результату объяснительной модели. Главный результат в модели контактного давления (см. положение 6 ниже) — то, что филлотаксис Фибоначчи является единственно возможным, если контактное давление возникает рано, то есть до того, как P_c (и, соответственно, P_r) становится равным 6. Для достижения более общих результатов необходимо ввести более формальные понятия, которым можно будет придавать частные значения. Мы вернемся к этой идее в главе 9 и обсудим другие случаи, где объяснительный подход окажется применим для обобщения фундаментальных концепций, принадлежащих другим подходам.

6.2.3. Оптимальные конструкции

В этом разделе определяются минимальные затраты энтропии (см. пункт *в*) принципа оптимальной конструкции, с. 132) и алгоритмы, которые позволят легко получить иерархию с минимальной энтропией для любого значения P_r.

Положение 3.

(а) *Для иерархии* $\langle 1, 2\rangle$ *значение* E_b *меньше, чем для сопровождающей иерархии порядка* $w > 2$ *и иерархий только с двойными узлами.*

(б) *Если расположить несколько первых иерархий Фибоначчи* $\langle n, m\rangle$, *где* $n < m$, *строго по возрастанию* $E_b = \log[X(1)X(2)/S(1)S(2)]$, *мы*

получим:

$$\begin{array}{rlrl}
\langle 1,2\rangle & (E_b \approx 1.08), & 2\langle 1,2\rangle & (E_b \approx 1.98),\\
\langle 2,3\rangle & (E_b \approx 2.03), & \langle 3,5\rangle & (E_b \approx 2.79),\\
\langle 3,4\rangle & (E_b \approx 2.83), & 3\langle 1,2\rangle & (E_b \approx 2.89),\\
2\langle 2,3\rangle & (E_b \approx 3.53), & \langle 4,5\rangle & (E_b \approx 3.57),\\
\langle 4,7\rangle & (E_b \approx 3.63), & 4\langle 1,2\rangle & (E_b \approx 3.79),\\
\langle 5,7\rangle & (E_b \approx 4.24), & \langle 5,6\rangle & (E_b \approx 4.27),\\
\langle 5,8\rangle & (E_b \approx 4.35), & \langle 5,9\rangle & (E_b \approx 4.50),\\
2\langle 3,4\rangle & (E_b \approx 4.93), & \langle 6,7\rangle & (E_b \approx 4.96),
\end{array}$$

где числа в круглых скобках отражают затраты на образование филлотаксиса (n,m) *и где, например,* $2\langle 1,2\rangle = \langle 2,4\rangle$.

(в) *Для иерархий Фибоначчи при* $P_r = 3, 5 \ldots 14$ *значение* E_b *минимально в системах* $\langle 1,2\rangle$, $\langle 2,3\rangle$, $2\langle 1,2\rangle$, $\langle 3,4\rangle$, $\langle 3,5\rangle$, $3\langle 1,2\rangle$, $2\langle 2,3\rangle$, $\langle 4,7\rangle$, $4\langle 1,2\rangle$, $\langle 5,8\rangle$ *и* $\langle 5,9\rangle$, *соответственно (сумма чисел в угловых скобках равна* P_r*). При* $P_r = 4$ *никакая филлотаксисная иерархия не может существовать, учитывая, что* $S(1) = 0$ *и* E_b *бесконечно.*

Покажем, например, как рассчитать E_b для иерархии $\langle 4,7\rangle$. В данной иерархии 4 узла находятся на уровне $T = 0$ и 7 узлов — на уровне $T = 1$. Таким образом, мы получаем схему $\bigvee\bigvee\bigvee|$, содержащую обязательно три двойных узла на уровне $T = 0$ (три разветвления) и один простой узел на том же уровне; следовательно, $S(1) = 3/4$. Зная, что каждый двойной узел на уровне $T = 0$ дает двойной и простой узел на уровне $T = 1$ и что простой узел на уровне $T = 0$ дает один двойной узел, можно вычислить $S(2) = 7/11$. Далее, мы находим сложности $X(1) = 1^7 = 1$, $X(2) = 1^7 2^{11} = 2^{11}$ и можем вычислить

$$E_b = \log[X(1)X(2)/S(1)S(2)] = \log[2^{11} \times 4 \times 11/(3 \times 7)] \approx 3.6325.$$

В следующих положениях величина P_r представлена как член последовательности типа Фибоначчи $\langle H(1), H(2), H(3), \ldots\rangle$.

Положение 4. *При* $P_r = H(k+3)$ *и* $k \geqslant 0$ *иерархия*

$$\langle H(k+1) + [-H(k-1)/3], H(k+2) - [-H(k-1)/3]\rangle,$$

которая содержит P_r *узлов на уровнях 0 и 1 в сумме и где* $[-H(k-1)/3]$ *означает наименьшее целое число, большее чем* $-H(k-1)/3$, *имеет минимальную* E_b *среди иерархий с* $w = 2$.

Доказательство. В любом P_r, при $w = 2$ мы должны искать минимальную энтропию E_b среди иерархий Фибоначчи, производимых

Q-матрицей (см. с. 95). Действительно, матрица роста $C = (c_{ij})$ порядка $w = 2$, где $c_{11} = c_{22} = 0$ и $c_{12} = c_{21} = 1$, дает бесконечную энтропию. Единственная другая матрица роста порядка $w = 2$ содержит только единицы и производит иерархии только с двойными узлами. В этом случае число узлов на уровнях $T = 1$ и $T = 2$ кратно 3, то есть $3p$, а $p\langle 1, 2\rangle$ имеет меньшую объемную энтропию.

Искомая иерархия, дающая минимальную энтропию, определяется $\langle m + n, 2m + n\rangle$, где $m > 0$ — число двойных узлов, а $n \geqslant 0$ — число простых узлов на уровне 0 иерархии. Требуемая последовательность начинается членами

$$n, m, m + n, 2m + n, 3m + 2n = H(k + 3),$$

или, иначе,

$$H(k - 1) + 3p, H(k) - 2p, H(k + 1) + p, H(k + 2) - p, H(k + 3),$$

где p — целое число, которое необходимо найти. Мы знаем, что $m = H(k) - 2p > 0$ и $n = H(k - 1) + 3p \geqslant 0$, следовательно,

$$-H(k - 1)/3 \leqslant p < H(k)/2.$$

Можно рассчитать, что энтропия для иерархии $\langle m + n, 2m + n\rangle = \langle H(k + 1) + p, H(k + 2) - p\rangle$ определяется формулой

$$E_b = E(1) + E(2) =$$
$$= \log[(H(k + 1) + p)H(k + 3)2^{H(k+3)}/(H(k) - 2p)(H(k + 2) - p)].$$

Это возрастающая функция p в вышеупомянутом интервале для p, так что минимальное значение E_b определяется как $p = [-H(k - 1)/3]$.

Положение 5. *Объемная энтропия для иерархии $\langle H(k+1), H(k+2)\rangle$ является меньшей, чем для любой другой иерархии с ритмом периода $w > 2$ и $H(k + 3) \geqslant 3$ узлов на первых w уровнях* (*включая уровень* 0).

ДОКАЗАТЕЛЬСТВО. Для иерархии Фибоначчи $E_b = E'$ является меньшим или равным

$$\log[H(k + 3)2^{H(k+3)}/H(k)] \approx \log[\tau^3 2^{H(k+3)}].$$

Рассмотрим иерархию с $w > 2$ и $H(k + 3)$ узлами на первых w уровнях. При подстановке для этой иерархии $S(T) = 1$ и $X(T) = (T!)^{H(k+3)/w}$

при $T = 1, 2, 3, \ldots, w$ объемная энтропия будет сведена к минимуму $E'' = \log X(2) + \log X(3) + \cdots + \log X(w)$. Легко показать, что при $w > 3$ имеем $E' < E''$. Для $w = 3$ можно проверить, что $E' < E''$ при $H(k+3) > 7$. Наконец, при $3 \leqslant H(k+3) \leqslant 7$ и $w = 3$ задачу можно решить, работая непосредственно с возможными иерархиями.

Из этих положений вытекают алгоритмы, позволяющие без вычисления какого-либо значения E_b определять иерархию, дающую минимальные затраты энтропии. Можно доказать, что для данного значения $P_r > 2$ всегда существует только одна иерархия, производящая минимальную энтропию.

Алгоритм 1. Дано $P_r = H(k+3)$; мы производим любую последовательность типаФибоначчи, начинающуюся с $H(k-1)$, $H(k)$, $H(k+1)$, $H(k+2)$, $H(k+3)$. Затем вычисляем $p = [-H(k-1)/3]$ и подставляем это значение в последовательность $\langle H(k-1) + 3p, H(k) - 2p, H(k+1) + p, H(k+2) - p, H(k+3), \ldots\rangle$, которая является последовательностью с минимальной энтропией. То есть $\langle H(k+1) + p, H(k+2) - p\rangle$ — искомая иерархия.

Пример 1. Допустим, что $P_r = 23$. Произведем любую последовательность типа Фибоначчи $\langle H(k-1), H(k), H(k+1), H(k+2), \ldots\rangle$, в которой 5-й член равен 23, то есть $\langle -2, 9, 7, 16, 23, \ldots\rangle$. Тогда $-H(k-1)/3 = 2/3$ и $p = 1$. Последовательность, которую мы ищем, определяется как $\langle H(k-1) + 3p, H(k) - 2p, H(k+1) + p, H(k+2) - p, \ldots\rangle$, то есть $\langle 1, 7, 8, 15, 23, \ldots\rangle$. Заметим, что если бы мы начали с последовательности $\langle 10, 1, 11, 12, 23, \ldots\rangle$, то $-H(k-1)/3 = -10/3$ и $p = -3$. Такое значение p дает ту же самую последовательность с минимальной энтропией и иерархию $\langle 8, 15\rangle$.

Алгоритм 2. Дано $P_r = H(k+3)$; мы производим все последовательности типа Фибоначчи, содержащие член $H(k+3)$, начиная с $H(k-1)$, и такие, что $H(k+1) < H(k+2) < 2H(k+1)$. Затем мы выбираем последовательность, для которой $p = 0$.

Пример 2. Пусть $P_r = H(k+3) = 17$. Тогда получаем возможные последовательности типа Фибоначчи:

$$\langle 7, 1, 8, 9, 17, \ldots\rangle,$$
$$\langle 4, 3, 7, 10, 17, \ldots\rangle,$$
$$\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots\rangle.$$

Первый член в каждой строке представляет значение $H(k-1)$. Последовательность с $[-H(k-1)/3] = 0 - \langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots\rangle$, дающая минимальную энтропию при $P_r = 17$. То есть искомая иерархия — $\langle 6, 11\rangle$.

Пример 3. Если $P_r = H(k+3) = 11$, то возможные иерархии вида $\langle H(k+1), H(k+2)\rangle$ — иерархии $\langle 5, 6\rangle$ и $\langle 4, 7\rangle$. Для первой $H(k-1) = 4$, в то время как для последней $H(k-1) = 1$. Из этого следует, что иерархия $\langle 4, 7\rangle$ имеет минимальную энтропию при $P_r = 11$.

6.3. Результаты и прогнозы

6.3.1. Возможные и невозможные паттерны

Согласно принципу минимального производства энтропии, в пластохроне P_r выбирается спиральный паттерн, который минимизирует функцию E_b. В таблице 6.1 приведены значения P_r, при которых возникают различные паттерны. Первые три типа паттернов наиболее часто упоминаются в литературе.

Производимые моделью последовательности типа Фибоначчи имеют вид

$$\begin{gathered}\langle p, 2p, 3p, \ldots\rangle, \qquad \text{при} \quad p \geqslant 1,\\ \langle p+1, 2p, 3p+1, \ldots\rangle, \qquad \text{при} \quad p \geqslant 2,\\ \langle p+1, 2p+1, 3p+2, \ldots\rangle, \qquad \text{при} \quad p \geqslant 1.\end{gathered}$$

Устранив дублирование (подобное $p = 2$ в первой последовательности и $p = 3$ во второй) и перестроив последовательности, с помощью объяснительной модели можно найти последовательности, определяющие единственные типы спиральных паттернов, которые могут существовать в стадии примитивных примордиальных паттернов (не являющихся результатом переходов на зрелом стебле):

$$\begin{gathered}J\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle, \qquad \text{при} \quad J \geqslant 1,\\ J\langle 1, t, t+1, 2t+1, 3t+2, \ldots\rangle, \qquad \text{при} \quad J = 1 \quad \text{или} \quad 2, \quad t \geqslant 3 \qquad (6.3)\end{gathered}$$

(сравните с последовательностью 2.1) с соответствующими предельными углами отклонения

$$d = 360^\circ[J(t+\tau^{-1})]^{-1}, \qquad (6.4)$$

называемые **последовательностями и углами нормального филлотаксиса**, а также

$$\langle 2, 2t+1, 2t+3, 4t+4, 6t+7, \ldots\rangle, \qquad \text{при} \quad t \geqslant 2, \qquad (6.5)$$

(сравните с последовательностью 2.2) с соответствующими предельными углами отклонения

$$d = 360^\circ[2 + (t + \tau^{-1})^{-1}]^{-1}, \tag{6.6}$$

называемые **последовательностями и углами аномального филлотаксиса**. Для каждого значения P_r (исключая значения 2 и 4), может появиться одна и только одна из этих систем.

Таблица 6.1. Последовательности, появляющиеся при возрастании P_r

Последовательность	Значения P_r
$\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	3,5,8,13
$2\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	6,10,16
$\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots\rangle$	7,11
$3\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	9
$4\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	12
$\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots\rangle$	14
$5\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	15
$\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots\rangle$	17
$6\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$	18
$\langle 2, 5, 7, 12, 19, 31, \ldots\rangle$	19
$\langle 1, 6, 7, 13, 20, 33, \ldots\rangle$	20
$2\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots\rangle$	22
$\langle 2, 7, 9, 16, 25, \ldots\rangle$	25
$2\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots\rangle$	28
$\langle 2, 9, 11, 20, 31, \ldots\rangle$	31

Положение 6 (главный результат)**.** *Паттерны, выражаемые последовательностью Фибоначчи, возникают, если цикл завершается рано, то есть когда пластохрон* $P_r < 6$ (*при пяти примордиях*) *либо при* P_r, *равном* 8 *или* 13.

Достаточно заглянуть в таблицу 6.1, чтобы увидеть, что это положение верно. Обратите также внимание, что в сопровождающей иерархии порядка 3 (рис. 3.17) имеется 5 узлов на первых 3 уровнях ($T = 0, 1, 2$), а $E_b = \log 3240$, в то время как для иерархии $\langle 1, 2\rangle$ $E_b = \log 12$, а для иерархии $\langle 2, 3\rangle$ $E_b = \log(320/3)$. Затраты природы на производство филлотаксиса Фибоначчи минимальны. Угол Фибоначчи представляет самое экономичное решение задачи расположения примордиев.

Из наблюдений Черча [116] следует общий вывод о повсеместном преобладании последовательности Фибоначчи в спиральных системах; любую другую последовательность можно назвать относительно редкой и даже исключительной. Когда P_r увеличивается, среди паттернов устанавливается порядок очередности, как показано в таблице 6.1. При большем значении P_r образуется паттерн, трактуемый как менее частый. Тот факт, что последовательность Фибоначчи является наиболее частой в начале таблицы, вместе с положениями 1*г* и 3*а*, мог бы объяснить распространенность этой последовательности в природе.

Какое бы значение Черч [116] ни придавал слову «ритм», в его трудах можно прочитать, что «особыми преимуществами ритма Фибоначчи являются 1) максимальная компактность результирующей сомы и 2) его способность к неограниченному продолжению роста при тех же самых условиях». Для подсолнуха, показывающего филлотаксис (3, 5) в фазе вегетации, цикл завершается в $P_r \leqslant 3+5$. Когда формируется соцветие, филлотаксис может перейти к (144, 233) при определяющих факторах, установленных в P_r. Если бы соцветие должно было возникнуть в $P_r = 144 + 233$, то получилась бы маловероятная структура. То, что ритм устанавливается уже в $P_r = 8$, открывает возможность для появления подсолнухов, филлотаксис которых выражен последовательностями $2\langle 1, 2, 3, 5, \ldots\rangle$ (расхождение 68.75°) и $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots\rangle$ (расхождение 99.5°), как показано в таблице 6.1. Заслуживает внимания то обстоятельство, что Шоут [727] обнаружил подсолнухи, характеризуемые этими последовательностями: 2.8% его экземпляров — случаи первой последовательности, а еще 14.5% — случаи последней.

Положение 7.

(а) *Если* $1/3 < d < 1/2$*, то достаточное условие для появления паттерна, выражаемого последовательностью Фибоначчи, есть* $P_r < 19$.

(б) *Если* $1/4 < d < 1/3$*, то всегда возникает паттерн, выражаемый первой дополнительной последовательностью* (*последовательность Люка*).

ДОКАЗАТЕЛЬСТВО. В случае (а) все предельные углы расхождения, соответствующие последовательностям таблицы 6.1, находятся вне диапазона 120° и 180°, когда $P_r < 19$ (см. таблицу 2.1). В случае (б) последовательность углов нормального филлотаксиса (ур. (6.4)) при $J = 1$ и $t \geqslant 2$ монотонно стремится к 0°, начиная с 137.51°, 99.5°, 77.96°, ... (когда $J > 1$, последовательность уменьшающихся углов начинается с 68.75°), тогда как последовательность углов аномального филлотаксиса (ур. (6.6)) начинается с 151.1° и увеличивается монотонно к 180°. Из этого следует, что интервал [90°, 120°] содержит только угол 99.5°, соответствующий $t = 3$, так что

единственный паттерн, который может возникнуть, выражается последовательностью $\langle 3, 4, 7, 11, 18, \ldots \rangle$.

Следующее положение связывает уравнения (4.11) и (4.12) с E_b.

Положение 8. *Функция* $\min E_b$ *изменяется обратно пропорционально* r (*возрастанию*) *и* $\log R$. *Она изменяется прямо пропорционально пластохрону* P, *филлотаксису* (m, n) *и отношению площадей* A *Ричардса. В частности, при больших* P $\min E_b \approx P \log 2 + 2 \log \tau$.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВО. Для определенной иерархии Фибоначчи $\langle n, m \rangle$, где $n < m$, функция $\min E_b = \log\{2^{m+n}[n(m+n)/m(m-n)]\}$ (положение 5). Для иерархий Фибоначчи, представленных в положении 3*в*, а также при больших значениях n и m (когда $E_b \approx (m+n) \log 2 + 2 \log \tau]$), подстановка значений $\min E_b$ как функции $m+n$ показывает, что $\min E_b$ имеет линейную зависимость от $m + n$. Используя уравнения (4.28), (4.11), а также (4.12) или (4.27), можно получить различные виды доказательства (для P, (m, n) и A).

Следует обратить внимание на то, что наклон линии здесь, то есть $\log 2 \approx 0.3$, дает угол приблизительно 17°. Мы можем умножить E_b на весовой коэффициент $p < 1$, чтобы уменьшить наклон и сделать его равным наклону функции $L(m + n)$, определяемой уравнением (4.26) (см. также рис. 5.1, с углами 10° и 13°). Данный коэффициент p уменьшает значение $X(T)$ и приводит к более медленному росту $X(T)$ при сохранении полученных результатов. Уравнения (4.25), (4.26) и (4.27) дают $A \approx \pi L^2/4$, так что снова $(\min E_b)^2$ пропорционально A.

6.3.2. Многопарные системы

Спиральные системы растений имеют две спирали, закручивающиеся во встречных направлениях, причем каждая проходит через все примордии. Только одна из этих спиралей (генетическая) остается непрерывной, проходя через последовательно продуцируемые примордии по самому короткому пути, то есть так, чтобы угол расхождения был не больше 180°. Вообще говоря, спиральные системы могут иметь $J = 1, 2, 3$ и более примордиев, закладываемых на каждом уровне стебля или продуцируемых одновременно в апексе побега. Это дает начало такому же числу генетических спиралей. Братья Бравэ [75] использовали термин **двупарный**, чтобы описать случай двух генетических спиралей ($J = 2$); следовательно, термин **однопарный**

используется для случая одной генетической спирали (J=1), а **многопарный** — для случая нескольких спиралей ($J > 2$). Величина J представляет **пару** (парность) системы. Согласно модели, многопарные системы определяются последовательностями нормального и аномального филлотаксиса.

Литература не приводит согласованных между собой названий для паттернов, представленных этими последовательностями. Для унификации понятий я предлагаю следующие термины, встречающиеся в литературе: **главная последовательность** (последовательность Фибоначчи), **дополнительные последовательности** (для нормального филлотаксиса с $t > 2$) и **побочные последовательности** (для аномального филлотаксиса). Точнее, при $J = 1$ и $t = 2$ в последовательности (6.3) мы имеем

- главную (Фибоначчи) последовательность $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$.

При $J = 1$ и $t = 3, 4, 5, \ldots$ получаются:

- первая дополнительная последовательность $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$,
- вторая дополнительная последовательность $\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$,
- третья дополнительная последовательность $\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots \rangle$, и т. д.

Значения $J = 2$ и $t = 2, 3, 4, \ldots$ дают

- двупарную главную последовательность $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$,
- двупарную первую дополнительную последовательность $2\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$,
- двупарную вторую дополнительную последовательность $2\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$, и т. д.

Значения $J = 3, 4, \ldots$ дают трехпарные, четырехпарные и т. д. системы. При значениях $t = 2, 3, 4, \ldots$ в последовательности (6.5) образуются:

- первая побочная последовательность $\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots \rangle$,
- вторая побочная последовательность $\langle 2, 7, 9, 16, 25, \ldots \rangle$,
- третья побочная последовательность $\langle 2, 9, 11, 20, 31, \ldots \rangle$ и т. д.

В таблице 6.2 представлены некоторые часто встречающиеся последовательности с примерами. Соответствующие углы расхождения приводятся в таблице 2.1. Примеры в таблице 6.2 основываются на том факте, что для каждого случая наблюдалась, по крайней мере, одна контактная парастихийная пара, образованная последовательными членами соответствующей последовательности.

Таблица 6.2. Некоторые примеры видов, показывающих парастихийные пары в стандартных филлотаксисных последовательностях (Черч [114].)

Пара (J)	Последовательности и примеры
1	Главная $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
	Anthurium crassinervium, Araucaria excelsa, Aspidium felix-Mas, Bellis Perennis, Cedrus libani, Cinara scolymus, Euphorbia wulfenii, Helianthus annuus, Opuntia leucotricha, Pinus laricio, Pinus Pinea, Saxifraga umbrosa, Sempervivum calcaratum
	Нормальный тип для всех явнобрачных
	1-я дополнительная $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$
	Araucaria excelsa, Echinocactus williamsii, Euphorbia biglandulosa, Monanthes polyphilla, Sedum reflexum
	2-я дополнительная $\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$
	Cereus pasacana, Echinocactus williamsii, Licopodium selago, Pothos, Strangeria paradoxa
	3-я дополнительная $\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots \rangle$
	Cereus candicans, Echinopsis tubiflora, Echinopsis zuccarinianus, Licopodium selago
	4-я дополнительная $\langle 1, 6, 7, 13, 20, \ldots \rangle$
	Echinopsis multiplex, Echinopsis tubiflora, Raphia ruffa
	1-я побочная $\langle 2, 5, 7, 13, 29, \ldots \rangle$
	Cephalotaxus drupacea
	2-я побочная $\langle 2, 7, 9, 16, 25, \ldots \rangle$
	Cereus chilensis
2	Двупарная главная $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
	Cephalaria tartarica, Dipsacus fullonum, Dipsacus laciniatus, Dipsacus silvestris, Pinus pumilio Podocarpus japonica, Sedum elegans
	Двупарная 1-я дополнительная $2\langle 1, 3, 4, 7, \ldots \rangle$
	Echinopsis tubiflora, Raphia ruffia
3	Трехпарная главная $3\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
	Anthurium crassinervium, Dipsacus laciniatus, Echinopsis multiplex

6.4. Побочные продукты и приложения

Побочный продукт модели и обработки иерархий с помощью матриц возник в результате объединения L-систем со спектральной теорией Перрона – Фробениуса и с теорией матриц Бернарделли – Лесли – Льюиса, используемой в биологии популяций. Новые математические результаты рассматривают асимптотическое поведение отношений $f(T+1)/f(T)$, C^T/r^T и $f(T)/r^T$, где $f(T)$ — функция роста L-системы, производимой матрицей роста C со спектральным радиусом r; $f(T)$ определяет число узлов на уровне T иерархии, производимой матрицей C. Это побочное математическое решение делает возможным проведение более чувствительного анализа роста нитевидных организмов, последовательностей клеточных поколений и разветвленных структур, который развивается далее в приложении 7.

Согласно интерпретации результатов объяснительной модели, филлотаксис Фибоначчи является результатом процесса оптимизации, предназначенного для максимизации потенциальных возможностей выживания, фертильности и потока энергии в растении. Филлотаксис Фибоначчи максимизирует потенциальную энергию, запасаемую в клетке в форме АТФ и квантов энергии, связываемых фотофосфорилированием. Наземное растение с филлотаксисом Фибоначчи может быть лучше всего приспособлено для того, чтобы экономно запасать солнечную энергию и преобразовывать ее для собственного роста и развития, а также для того, чтобы синтезировать материал, который может использоваться всеми другими нефотосинтезирующими организмами (в том числе человеком — в качестве продукта питания). Эти вопросы затрагивают функциональный аспект филлотаксиса, рассматривающий цели, которой служит упорядоченное расположение примордиев.

Если учесть, что при определенных условиях расположение листьев может оказаться ограничивающим фактором продуктивности (Дональд [184]), становится очевидным, что современная агрономическая и сельскохозяйственная промышленность должна принимать во внимание филлотаксисные параметры. Для Грейсона и Вальдена [275] «возможность того, что регулирование филлотаксиса может быть обращено в практическую пользу в зерноводстве, весьма реальна». Поскольку число, размер и расположение листьев — факторы, влияющие на урожайность, «породы, обладающие изменчивостью этих признаков, пользуются повышенным спросом у растениевода».

Агрономия предельных систем основывается на максимизации сельскохозяйственного производства при возможных менее благоприятных

условиях роста. Основания для такой агрономии могут быть заложены при помощи моделирования все более неблагоприятного климата и условий роста (например, на холодных склонах горы) в зонах с высоким уровнем промышленного производства или в регионах, измененных под воздействием долгосрочного общего загрязнения (закисление, опустынивание почв). Цели данной хозяйственной отрасли могут состоять в поиске филлотаксисных паттернов, способствующих оптимальному развитию наземных растений, определении свойств этих паттернов и освоении их практического применения. Под оптимизацией здесь понимается более высокая экономическая рентабельность. Прикладное сельское хозяйство может руководствоваться экономическими принципами и основываться на породах и видах растений, приспособленных к специфическому климату и грунтовым условиям.

Глава 7

Испытание объяснительной модели

7.1. Количественные данные наблюдений

В этой главе прогнозы объяснительной модели сравниваются с имеющимися данными о спиральных системах. При каждом сравнении, когда оно возможно, обнаруживается хорошее соответствие. В последнее десятилетие методы теоретического анализа филлотаксиса достигли высокой степени ясности, что контрастирует с недостатком количественных результатов. Однако, как будет показано далее, из сравнения между фактическим и теоретическим филлотаксисом можно получить определенные выводы. Эти выводы могут способствовать будущим наблюдениям и диалогу между наблюдателем и создателем моделей.

Теории и модели филлотаксиса разрабатываются для сравнения с действительностью. Существует множество способов испытания моделей. Например, если модель основывается на гипотезе, что какое-либо вещество ответственно за образование филлотаксисных паттернов, то такую гипотезу можно проверить непосредственно, пробуя идентифицировать данное вещество и исследуя пути его транспорта в растении. Модель для фотореалистического воспроизведения растений и паттернов проверяется непосредственно путем визуального сравнения между генерируемыми компьютером изображениями и самими растениями. Если в основу модели положено условие, что затраты энергии, понесенные растениями, обусловливают появление различных паттернов, то достоверность модели может быть проверена непосредственным измерением длин волн, поглощаемых хлоропластами и каротиноидами каждого вида растения. Однако могут быть более простые, косвенные способы проверки гипотез. Действительно, если модели дают прогнозы, то мы можем использовать их для проверки гипотез.

Сравним прогнозы объяснительной модели с имеющимися данными, а также изучим относительные частоты различных типов спиральных паттернов в царстве растений в целом, учитывая, что объяснительная модель прогнозирует порядок возникновения спиральных паттернов. Мы прове-

рим, соответствует ли порядок относительных частот спиральных паттернов, встречающихся в природе, порядку, приведенному в таблице 6.1.

Таблица 6.1 дает относительные, а не количественные частоты. Она предлагает порядок очередности, основанный на растущей энтропии и увеличивающейся редкостности (при перемещении вниз по списку). Паттерн, находящийся вверху списка, считается более частым, чем любой другой паттерн ниже по списку. Мы уже знаем, что первый тип паттернов (главный) в таблице 6.1 встречается действительно чаще, чем следующие два (двупарный главный и Люка), но мы не знаем точное соотношение частот их появления. Мы попытаемся определить, совпадают ли относительные частоты появления последовательностей $\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$ (вторая дополнительная последовательность) и $\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots \rangle$ (первая побочная последовательность) с частотами, прогнозируемыми моделью. Говорят, что паттерн представлен последовательностью $\langle n, m, m+n, 2m+n, 3m+2n, \ldots \rangle$, где $n < m$, если вторичные числа видимых встречных парастихийных пар являются членами данной последовательности.

Таким образом, мы нуждаемся в количественно представляемых наблюдениях. Несмотря на большое число данных о филлотаксисных паттернах, их описание не всегда достаточно для осуществления намеченной цели. Например, Кронкуист [136] перечислил и классифицировал существующие роды и семейства покрытосеменных (250 000 видов), причем расположение листьев последовательно упоминается в каждом из описанных им семейств. К сожалению, его «филлотаксисный» анализ типичен для большинства ботанических книг — очень краткий и очень простой. Кронкуист ничего не сказал о паттернах Фибоначчи, хотя под ними, вероятно, подразумевается отмеченное им «чередующееся расположение». Известно, что у 204 из 381 семейств покрытосеменных наблюдается исключительно чередующееся расположение листьев, а у 122 — как очередное, так и другие виды расположения. Эти данные согласуются с тем, что уже определено более подробно для относительных частот появления спиральных и кольцевых паттернов. В этой главе анализируются только спиральные паттерны.

Другие сообщения более подробно рассматривают спиральные паттерны. Например, Кеймфорт [96] заметил, что существуют такие роды растений, как *Cephalotaxus drupacea, Cephalotaxus fortunei* и *Torreya*, в которых паттерн характеризуется двупарной главной последовательностью $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots \rangle$. Он также заметил, что у *Taxus baccata, Picea excelsa* и *Cryptomeria japonica* двупарность случайна, паттерн всегда описывается главной (Фибоначчи) последовательностью $\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots \rangle$. Кеймфорт сообщил, что первая дополнительная последовательность $\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots \rangle$ наблюдалась Стерлингом у *Sequoia sempervirens*. Однако эти наблюдения не

представлены количественно; мы не располагаем информацией о числе наблюдений каждого типа спиральных паттернов.

В разделе 7.2 сводятся воедино данные о спиральных паттернах растений, имеющиеся в литературе за период более чем 160 лет. Описанные 12 750 наблюдений для 650 видов будут считаться статистически значимыми, даже при том, что они иногда ограничены в числе экспериментов и имеют различные величины. Однако приводимый далее ряд исследований количественно представленных наблюдений не был составлен наугад. Он включает все известные автору исследования. Будет представлено сравнение моей компиляции (таблицы 7.12, обобщающей таблицы 7.1–7.10) с прогнозами объяснительной модели главы 6.

Кеймфорт наблюдал два экземпляра *Cephalotaxus drupacea*, показывающих последовательности $\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$ и $\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots \rangle$, и экземпляр *Cupressus macrocarpa*, показывающий первую последовательность. Он сообщает, что не наблюдал ни третью, ни четвертую дополнительную последовательности $\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots \rangle$ и $\langle 1, 6, 7, 13, 20, \ldots \rangle$, и не встречал вторую и третью побочные последовательности $\langle 2, 7, 9, 16, 25, \ldots \rangle$ и $\langle 2, 9, 11, 20, 31, \ldots \rangle$, отмеченные Брауном [71]. На основании прогнозов объяснительной модели можно показать, что одни типы филлотаксиса могут существовать, а другие — не могут. В литературе сообщается о следующих последовательностях: $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \ldots \rangle$, $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots \rangle$ и $\langle 3, 14, 17, 31, \ldots \rangle$. Эти последовательности будут рассмотрены в разделе 7.3, причем они, как предполагается согласно модели, не образуются в апексах побегов. В разделе 7.4 я делаю выводы по результатам сравнений между наблюдениями и прогнозами.

7.2. Данные относительно частот появления паттернов

В этом разделе скомпилированы данные из вышеупомянутых источников. В частности, Фуджита [234] перечислил пары вторичных чисел, которые он наблюдал приблизительно у 500 видов растений в 100 семействах голосеменных и покрытосеменных. Я скомпилировал его данные в таблице 7.1. То же самое я проделал с наблюдениями Загорски-Марек [914] для одного вида и получил таблицу 7.2.

Стерлинг [793] сообщает, что ему не известны упоминания в литературе двупарной $(2\langle 1, 2, 3, 5, \ldots \rangle)$ и первой дополнительной последовательности $\langle 1, 3, 4, 7, \ldots \rangle$ для *Sequoia sempervirens* (см. таблицу 7.3). Еще два апекса, не занесенные в эту таблицу, Стерлинг определил как двупарные.

Бруссо [80] проанализировал двадцать видов Калифорнийских хвойных и не отметил ни одного случая «отступления» от последовательности Фибоначчи. Наблюдения Крафтса [131] относительно десяти видов хвойных не показали никаких двупарных паттернов и никаких первых дополнительных последовательностей; частоты появления паттернов в его наблюдениях неизвестны. Эти наблюдения отличаются от представленных в таблице 7.4.

Таблица 7.1. Наблюдения и определение частот появления различных спиральных паттернов у покрыто- и голосеменных

	Покрытосеменные		Голосеменные			
Последовательность	Вег.	Репр.	Вег.	Репр.	Общ.	%
$\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$	438	129	45	14	626	93.29
$\langle 1,3,4,7,11,\ldots\rangle$	1	4			5	0.75
$2\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$		8	5		13	1.94
$\langle 1,4,5,9,14,\ldots\rangle$		1			1	
$\langle 1,5,6,11,17,\ldots\rangle$		2			2	
$\langle 1,7,8,15,23,\ldots\rangle$		2			2	
$\langle 1,8,9,17,26,\ldots\rangle$		3			3	
$\langle 1,9,10,19,29,\ldots\rangle$		2			2	
$\langle 1,n,n+1,2n+1,\ldots\rangle^a$		15			15	
$\langle 2,5,7,12,19,\ldots\rangle$			1		1	

[a] $n = 10\ldots18$. Примечание: Вег. — вегетативные; Репр. — репродуктивные. (Компилировано из Фуджита [234].)

У *Cephalotaxus drupacea* (таблица 7.4) Фуджита [235] отметил 141 паттерн Фибоначчи и 328 двупарных паттернов (оба включены в таблицу 7.5). Для тех же видов Фуджита [233] описал 125 паттернов Фибоначчи и 232 двупарных паттерна (описания сведены в таблице 7.12). Количественные соотношения в обоих случаях примерно те же. В таблице 7.5 показаны 44 случая, принадлежащие первой дополнительной последовательности и представляющие разновидности *Cunninghamia laccolata*, для которого было отмечено 572 паттерна Фибоначчи. Таблицы 7.6, 7.7 и 7.8 показывают определенное преимущество первой дополнительной последовательности над двупарной последовательностью у исследуемых видов, хотя в общем наблюдается преобладание последней, как мы увидим далее. Таблицы 7.7 и 7.8 показывают сильно отличающиеся процентные отношения частот появления последовательностей у растений одного и того же вида.

Таблица 7.2. 3 200 наблюдений на 155 деревьях вида *Abies balsamea*. Паттерны определялись по контактным парастихам, прочерченным царапинами иглы (Загорска-Марек [914].)

Последовательность	Частота	%
$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	2 994	93.58
$\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$	81	2.53
$2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	77	2.41
$\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots \rangle$	19	0.59
$\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$	10	0.31
$4\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	8	0.25
$3\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	3	0.09
$2\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$	3	0.09
$\langle 3, 7, 10, 17, 27, \ldots \rangle$	3	0.09
$\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots \rangle$	1	0.03
$\langle 2, 7, 9, 16, 25, \ldots \rangle$	1	0.03

Таблица 7.3. Паттерны, отмеченные при случайном отборе проб 22 апексов *Sequoia sempervirens* (Стерлинг [793].)

Последовательность	Частота	%
$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	19	86.36
$\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$	2	9.09
$2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	1	4.55

Как мы убедились, у некоторых видов, например, *Cephalotaxus drupacea* и *Torreya*, а также в семействе *Rhizophoraceae*, преобладают паттерны, отличные от паттернов Фибоначчи. У других видов, таких как *Lusimachia* (см. таблицу 7.9), паттерн исключительно отличный от обычных типов.

В таблице 7.10 нет данных ни по двупарному паттерну, ни по паттерну, принадлежащему второй дополнительной последовательности $\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$, и 29,52% наблюдений касаются кольцевых паттернов.

Таблица 7.4. Паттерны 31 экземпляра 23 видов хвойных с винтовым филлотаксисом (Намбудири и Бек [558].)

Последовательность	Вид	Частота	%
$\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$		26	83.87
$2\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$	*Torreya californica*	1	
	Cephalotaxus drupacea	2	
	Larix laricina	1	12.9
$\langle 1,3,4,7,11,\ldots\rangle$	*Cedrus atlantica*	1	3.23

Таблица 7.5. Данные 7 508 наблюдений паттернов у 30 видов покрытосеменных (Фуджита [235].)

Последовательность	Частота	%
$\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$	7 136	95.04
$2\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$	328	4.37
$\langle 1,3,4,7,11,\ldots\rangle$	44	0.59

Таблица 7.6. Данные для 228 сеянцев *Picea abies* (Грегори и Ромбергер [274].)

Последовательность	Частота	%
$\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$	224	98.24
$2\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$	1	0.44
$\langle 1,3,4,7,11,\ldots\rangle$	3	1.32

7.3. Аберрантные спиральные паттерны

7.3.1. Проблематичные паттерны

По словам эпистемолога Поппера [611], «каждая хорошая научная теория — это запрет, она запрещает некоторым вещам случаться». Таблица 7.11

Таблица 7.7. Паттерны 319 соцветий *Helianthus* (Шоут [727].)

Последовательность	Частота	%
$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	262	82.13
$2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	9	2.82
$\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$	46	14.42
$\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$	2	0.063

Таблица 7.8. Данные для 140 соцветий *Helianthus* (Уэйсси [879].)

Последовательность	Частота	%
$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	133	95.0
$2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	1	0.71
$\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$	6	4.29
$\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots \rangle$	0	0

приводит четыре специфические последовательности, описанные в литературе много лет назад. Согласно объяснительной модели, они не могут встречаться в природе как паттерны примордиев, то есть в начале развития растения. Модель не касается паттернов, образуемых зрелыми органами, поскольку такие паттерны могут быть результатами всех видов напряжений и внешних воздействий.

Конечно, мы могли бы сказать, что всякая модель — не более чем приближение к действительности, и забыть об этих проблематичных случаях. Нельзя отвергать возможность существования проблематичных паттернов

Таблица 7.9. Данные 63 наблюдений паттернов типа $\langle 1, n, n+1, 2n+1, 3n+2, \ldots \rangle$ при $n = 4, 5, 6, 7, 8$ (Фуджита [236].)

Виды	Паттерны				
	(4,5)	(5,6)	(6,7)	(7,8)	(8,9)
Lysimachia japonica	1	1	13	7	2
Lysimachia clethroides	3	11	3	0	0
Lysimachia fortunei	0	1	8	11	2
Итого	4	13	24	18	4

Таблица 7.10. Данные наблюдений 211 початков у 20 видов *Aroidae* (Дэйвис и Бозе [162].)

Система	Частота	%
$\langle 1,2,3,5,8,\ldots\rangle$	96	45.7
$\langle 1,3,4,7,\ldots\rangle$	2	0.95
$\langle 1,5,6,11,\ldots\rangle$	22	10.48
$\langle 1,6,7,13,\ldots\rangle$	8	3.81
$2\langle 1,3,4,7,\ldots\rangle$	2	0.95
$\langle 1,7,8,15,\ldots\rangle$	5	2.38
$\langle 2,5,7,12,\ldots\rangle$	2	0.95
$\langle 1,8,9,17,\ldots\rangle$	1	0.48
$\langle 1,9,10,19,\ldots\rangle$	1	0.48
$\langle 1,10,11,21,\ldots\rangle$	3	1.43
$\langle 1,11,12,23,\ldots\rangle$	1	0.48
$\langle 1,12,13,25,\ldots\rangle$	1	0.48
$\langle 1,13,14,27,\ldots\rangle$	1	0.48
$\langle 1,14,15,29,\ldots\rangle$	2	0.95
$\langle 2,9,11,20,\ldots\rangle$	1	0.48

на том основании, что растения, на которых наблюдались такие паттерны, были тератологическими случаями или что наблюдения не имели научной основы. Мы решили исследовать сообщения, в которых эти паттерны были описаны. Их обсуждение предупредит читателя о некоторых дополнительных трудностях (см. раздел 5.6), встречающихся при распознавании филлотаксисных паттернов.

7.3.2. Последовательность $2\langle 6,13,19,32,\ldots\rangle$

Эта последовательность, как сообщается, наблюдалась Швенднером [742] на *Dipsacus speciosus*. К этому случаю, где воспроизведен экземпляр размером в несколько миллиметров, относится его рисунок 91. На рисунке невозможно увидеть паттерн (26, 38) = 2(13,19), сосчитав спирали во встречных семействах. Вероятно, поэтому Швенднер предложил альтернативную последовательность $\langle 11,26,37,63,\ldots\rangle$, которая, как он утверждал, могла бы наблюдаться на другом уровне экземпляра. Пронумеровав примордии на рисунке, мы, скорее всего, увидим паттерн 2(5, 6), принадлежащий последовательности $2\langle 1,5,6,11,17,\ldots\rangle$, сопровождаемый переходной зоной, где паттерн трудно определить. Ясно, что присутствует семейство

из 26 спиралей, но невозможно сосчитать спирали встречного семейства. Учитывая, что 26 = 2(13) — обычный случай для первых двух последовательностей, приведенных выше, мы склонны ожидать встречное семейство из 42 = 2(21) или из 16 = 2(8) спиралей, реализующее двупарное состояние, которое выражается последовательностью $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots\rangle$, что соответствует данным Сноу [782] и Черча [114] (см. таблицу 6.2), наблюдавшим двупарность у *Dipsacus silvestris*. С другой стороны, таблица 6.2 показывает (тератологический?) случай трехпарности для *Dipsacus laciniatus*, и Вьет [845] пришел к заключению, что соцветие *Dipsacus silvestris* не является двупарным; о том же свидетельствует Сабо [802]. Очевидно, что паттерны растений данного рода трудно охарактеризовать, и требуется более детальный анализ (см. раздел 8.6.2).

Таблица 7.11. Проблематичные паттерны (Фуджита [233])

Паттерн	Вид	Автор
$2\langle 6, 13, 19, 32, \ldots\rangle$	*Dipsacus speciosus*	Швенднер (1878)
$\langle 3, 14, 17, 31, \ldots\rangle$	*Monstera deliciosa*	Гофмейстер (1868)
$\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots\rangle$	*Grimmia leucophaea* (7/19)	Браун (1831)
	Plantago media (11/30)	Браун (1831)
$\langle 3, 7, 10, 17 \ldots\rangle$	*Pothos*	Швенднер (1878)

7.3.3. Последовательность $\langle 3, 14, 17, 31, 48, \ldots\rangle$

Эта последовательность описывается Фуджитой [233] и также была обнаружена Гофмейстером [342] у *Monstera deliciosa*. Следовательно, она должна снова обнаружиться путем анализа других экземпляров этого растения. Но сам Фуджита [233] предпочел отметить для данного растения паттерны $\langle 1, n, n+1, 2n+1, 3n+2, \ldots\rangle$ при $n = 14 \ldots 18$. Дельпино [167] приводит значения n, равные 17, 18 и 20. Фуджита [236] сообщает об обнаруженных им десяти экземплярах, показывающих такой же тип паттерна с $n = 16 \ldots 18$, двух экземплярах, показывающих паттерн $2\langle 1, 8, 9, 17, 26, \ldots\rangle$, одном экземпляре, показывающем кольцевой паттерн (18, 18), и экземпляре с паттерном (15, 18), принадлежащим последовательности $3\langle 1, 5, 6, 11, \ldots\rangle$. Фуджита не встретил ни одного экземпляра, принадлежащего последовательности $\langle 3, 14, 17, 31, \ldots\rangle$, и, по нашим данным, эта последовательность не упоминается кем-нибудь еще кроме Гофмейстера [342]. Она получается из филлотаксисной дроби 11/31 (приблизительно 127.74°) на рисунке 68 в его книге. На этом рисунке изображена теоретическая цилиндрическая

решетка, где пары (1, 2), (3, 2), (3, 5), (3, 8) и (3, 11) — видимые и встречные (точно так же, как пара (3, 14)). Используя алгоритм свертки (глава 2), находим, что эти пары дают интервалы расхождения, включающие дробь 11/31. Початок *Monstera* описывается Дэйвисом и Бозе [161] как требующий дальнейших исследований.

7.3.4. Последовательность $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots \rangle$

Рассмотрим подробнее третью проблематичную последовательность. Насколько мне известно, эта последовательность упоминается в литературе четыре раза. Робертс [659] нашел ей чисто теоретическое применение в попытке объяснить поведение приближенно нормальных кривых распределения в схеме Фуджиты [235] (см. раздел 5.6.1), который даже не упоминает последовательность $\langle 3, 8, 11, 19, \ldots \rangle$. Робертс не наблюдал такой тип паттерна. Фуджита [233] описывает последовательность, о которой сообщал Браун [71], но на основании информации в разделе 5.6.3, касающейся дробей Брауна 7/19 (132.63°) и 11/30 (132°), представленных в таблице 7.11, нельзя заключить, что мы имеем последовательность $\langle 3, 8, 11, 19, \ldots \rangle$, даже если угол, соответствующий этой последовательности, равен 132.18°. Действительно, вычислительный алгоритм главы 2, примененный к этим двум филлотаксисным дробям, показывает, что пары $(1, 2)$, $(3, 2)$ и $(3, 5)$, соответствущие последовательности Фибоначчи, являются видимыми и встречными. О проблематичной последовательности сообщается также в статье Загорски-Марек [914] и упоминается в разделе 5.6.2 этой книги.

Наконец, Дельпино [167] отмечает, что данная последовательность, возможно, наблюдалась у *Echinocactus erinaceus* Науманом [559]. В сообщении Наумана относительно *Echinocactus* примечательно то, что: 1) 35 видам *Echinocactus* соответствуют 13 типов последовательностей, среди которых 12 приемлемы в рамках модели; 2) проблематичная последовательность $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \ldots \rangle$ упоминается в отношении к филлотаксисной дроби 8/19, соответствующей 151° вместо 132.18° для такой последовательности; 3) последовательность $\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots \rangle$ (соответственно, 151°) отмечается для *Echinocactus*; 4) по крайней мере в пяти случаях (включая проблематичный) есть четкая несогласованность между полученной филлотаксисной дробью и описываемой последовательностью (например, 3/7, то есть 154° вместо 99.5° для $\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots \rangle$). Этот случай отброшен. Дельпино также упоминает, что проблематичные последовательности $\langle 3, 16, 19, 35, \ldots \rangle$ и $\langle 3, 17, 20, 37, \ldots \rangle$ могли наблюдаться в початке *Calladium crassipes*, но нет способа проверить эти утверждения. Таблица 6.2 показыва-

ет первую и вторую дополнительные последовательности для *Echinocactus*, также упомянутые Науманом.

7.3.5. Последовательность $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \ldots \rangle$

Рассмотрим последний паттерн в таблице 7.11 — $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \ldots \rangle$. Нам известно о шести ссылках, в которых он упоминается. Загорска-Марек [914] сообщает, что она наблюдала три растения, показывающие этот паттерн (таблица 7.2). Но по неизвестным причинам они не были представлены в ее собственной таблице. Более того, мы не можем анализировать ее наблюдения, как это было сделано в разделе 5.6.2, для описанного ею случая $\langle 3, 8, 11, \ldots \rangle$, учитывая, что в ее статье он не детализирован. Однако ее точечные сетки, построенные для последовательностей $\langle 3, 7, 10, 17, \ldots \rangle$ и $\langle 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$ ([914], с. 1846) идентичны, так как совпадают при наложении друг на друга. Но все же они имеют несколько различные вертикальные оси.

Паттерн $\langle 3, 7, 10, 17, \ldots \rangle$ упоминается также Хейновичем, который на паре (3, 7) теоретизирует ([319], с. 225) относительно экземпляра, показывающего первую дополнительную последовательность $\langle 3, 4, 7, 11, 18, \ldots \rangle$. Эта последовательность упоминается Фуджитой [234], который наблюдал ее на репродуктивном уровне экземпляра *Salix viminalis*. Но мы не имеем никакой возможности проверить этот экземпляр. На вегетативном уровне экземпляра Фуджита отметил паттерн (2, 3), принадлежащий главной последовательности $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$.

У Швенднера ([742], рис. 41) *Pothos* (см. рис. 7.1), очевидно, является единственным действительно проблематичным случаем. Он не может быть отвергнут, подобно предыдущим. Этот рисунок изображает натуральную решетку из 7 спиралей одного направления и 10 другого, вероятно, образующих филлотаксис (7, 10). Нумерация примордиев согласованная, показывающая разницу на 7 и 10 в соответствующих спиралях. Вероятно, появится система (17, 27); система (17, 10) начинает просматриваться; система (7, 3) только что исчезла. На рисунке Швенднера можно увидеть последовательные филлотаксисные дроби 2/7, 3/10, 5/17, 8/27, 13/44, соответствующие углам приблизительно 102.9°, 108°, 105.9°, 106.7°, 106.4°, которые постепенно приближаются к предельному углу расхождения, приблизительно равному 106° и соответствующему последовательности $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \ldots \rangle$. Однако при прохождении по генетической спирали устойчивое возрастание не наблюдается: на каждом третьем или четвертом шаге примордий x находится выше, чем примордий $x + 1$. Неясно, характеризует ли этот паттерн все 75 видов *Pothos* или соответствует только лишь единственно-

му экземпляру одного вида. Интересно подчеркнуть, что пять лет спустя Дельпино [167] отметил для садового *Pothos scanders* последовательность $\langle 1, 15, 16, 31, \ldots \rangle$, допускаемую моделью, и указал, что последовательность $\langle 3, 7, 10, 17, \ldots \rangle$ еще не наблюдалась в природе.

7.4. Обсуждение выводов

7.4.1. Сбор и обработка данных

Мы можем свести воедино данные таблиц 7.1–7.10 и получить таблицу 7.12. Принимая, что данные являются надежными, мы можем сделать выводы, обсуждаемые в последующих разделах.

7.4.2. Частотность паттерна $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$

Согласно таблице 7.12, данный паттерн появляется в 91.3% всех случаев. Этот процент не включает, например, 6 271 шишку, собранную Брусco [81] у 16 видов хвойных, с учетом того, что 84 исключения главной последовательности расцениваются только как «нестандартные»; в его исследовании главная последовательность появляется в 98.7% случаев. Это процентное соотношение отличается от процента в таблице 7.4 (83.87%), содержащей данные для 23 видов (правда, только 31 экземпляр растений). Таблица 7.12 не включает ни анализ (не представлен количественно), проведенный Дэйвисом [160] на нескольких видах пальм, ни компиляцию данных по плодам ананаса (раздел 1.1.3), где все приводимые числа соответствуют числам Фибоначчи. Из этого следует, что известное высказывание о том, что последовательность Фибоначчи появляется в 95% всех случаев, является реалистичным, но процентное соотношение, вероятно, ближе к 92%:

последовательность Фибоначчи появляется в 92% *случаев.*

7.4.3. Относительная частота появления последовательностей $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$ и $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$

Данные таблицы 7.12 позволяют нам с достаточной степенью уверенности утверждать, что первая дополнительная последовательность появляется значительно реже, чем двупарная. Кроме того, в сравнительных исследованиях системы побега в семействе *Rhizophoraceae* для 16 родов и 120 видов Томлинсон и Уит [827] перепроверили текущие утверждения о филлотаксисе этих растений. Подобный филлотаксис обычно описывается как

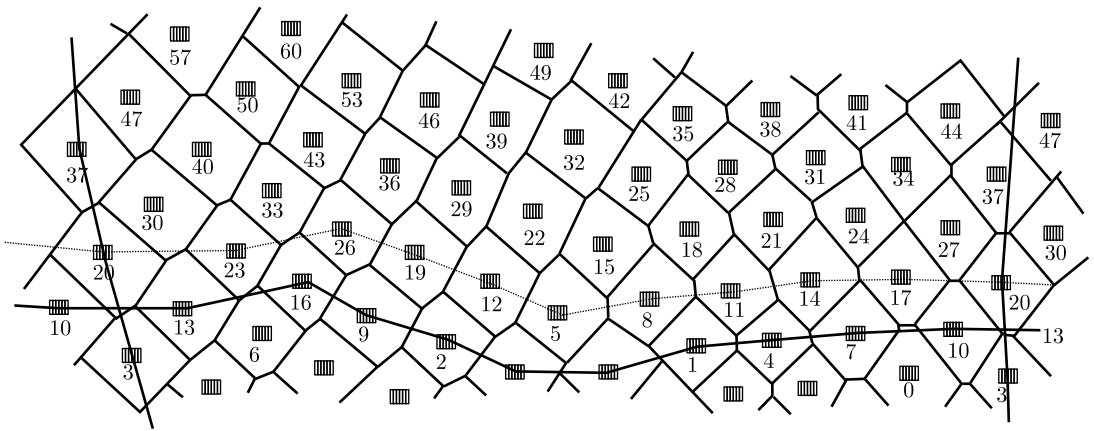


Рис. 7.1. Пример давно известного паттерна *Pothos*, воспроизведенного недавней моделью (Швендднер [742]).

Таблица 7.12. Данные для 8 паттернов и 12 750 наблюдений (включая 119 для очень редких спиральных паттернов, не приведенных в таблице) у более чем 650 видов (компиляция данных из таблиц 7.1–7.10)

Последовательность	Частота	%
Главная $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	11 641	91.3
Двупарная $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$	666	5.2
Первая дополнительная $\langle 1, 3, 4, 7, \ldots \rangle$	190	1.5
Вторая дополнительная $\langle 1, 4, 5, 9, \ldots \rangle$	17	
Третья дополнительная $\langle 1, 5, 6, 11, \ldots \rangle$	38	
Четвертая дополнительная $\langle 1, 6, 7, 13, \ldots \rangle$	32	
Пятая дополнительная $\langle 1, 7, 8, 15, \ldots \rangle$	25	
Первая побочная $\langle 2, 5, 7, 12, \ldots \rangle$	22	

перекрестный, но фактически он является двупарным, — единственным видом паттерна, который они обнаружили. Эти наблюдения не отражены в таблице 7.12, иначе частота появления двупарности имела бы большее значение, чем показано в таблице. Таким образом, разумно сделать следующие заключения:

1) двупарная главная последовательность $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$ появляется в четыре раза чаще, чем первая дополнительная последовательность $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$;

2) в процентном отношении — примерно 6% к 1.5% для всех случаев.

Таковы новые результаты.

Относительный порядок первых трех типов паттернов в таблице 7.12 идентичен порядку в таблице 6.1, составленной на прогнозах объяснительной модели. Модель не предлагает процентные соотношения, но для этих трех последовательностей только она дает более одного значения P_r, определяющего возможность появления таких последовательностей. Таким образом, прогнозы модели для данных типов паттернов хорошо подтверждаются.

7.4.4. Недостаточность имеющихся данных

Многие исследователи отмечают, что последовательности $\langle 1, 4, 5, 9, \ldots \rangle$ и $\langle 2, 5, 7, \ldots \rangle$ очень редко встречаются в природе. Это подтверждается таблицей 7.12. Но последовательность $\langle 1, 4, 5, 9, \ldots \rangle$, согласно таблице 6.1,

должна быть более частой, чем первая побочная последовательность и чем третья, четвертая и пятая дополнительные последовательности. Таблица 7.12 указывает на совершенно обратное. Хотя данные для паттернов, отличных от первых трех, очевидно, весьма ограничены, мы все же можем сделать следующие выводы:

1) дополнительные последовательности $\langle 1, t, t+1, 2t+1, 3t+2, \ldots\rangle$, при $t = 4, 5, 6, 7$, и первая побочная последовательность $\langle 1, 5, 7, 12, 19, \ldots\rangle$ имеют примерно одинаковую частотность;

2) каждая последовательность составляет приблизительно 0.1% всех наблюдений;

3) эти последовательности вместе с тремя первыми охватывают приблизительно 99.9% всех наблюдений спиральных паттернов.

7.4.5. Замечания по методологии

Помимо вопроса признания или отрицания достоверности моделей эта глава указывает на необходимость тщательного распознавания паттернов. Теории и модели должны соответствовать данным, а не наоборот. Однако в разделе 5.6 мы увидели, что определение филлотаксисных паттернов может оказаться трудной задачей. В частности, прежде чем позволить себе охарактеризовать паттерн по отдельной дроби, мы должны быть чрезвычайно внимательны. Также можно обратить внимание на то, например, что углы расхождения $360(t + \tau^{-1})^{-1}/J$, соответствующие последовательностям $J\langle 1, t, t+1, 2t+1, 3t+2, \ldots\rangle$ нормального филлотаксиса, стремятся к группировке, по мере увеличения t, J или обеих величин одновременно. Таким образом, становится все труднее характеризовать паттерн с помощью угла. Однако если значения угла расхождения близки к 137.5°, 99.5°, 78° или 151°, то наиболее вероятно, что им соответствуют последовательности, приведенные для этих углов в таблице 2.1.

Если известны угол расхождения или филлотаксисная дробь, то вычислительный алгоритм может быть использован для получения видимых встречных парастихийных пар (m, n) и возможных последовательностей Фибоначчи, которые могут быть проверены наблюдениями на растениях. Когда измеренные углы расхождения тесно группируются вокруг предельных углов отклонения из таблицы 2.1 (например, в интервале [90°, 110°]), этот факт, как правило, указывает на то, что в данном случае рассматривается одна из известных последовательностей, и, следовательно, видимые пары, которые могут наблюдаться в данном примере — (3, 4), (7, 4), (7, 11), ... Предполагаемый филлотаксис (m, n) системы (явная пара) должен быть проверен на соответствие углам расхождения, измеренным на растениях,

чтобы показать внутреннюю непротиворечивость данных. Если, например, $m = 14$ и $n = 9$, тогда, согласно таблице 2.1, расхождение должно быть приблизительно равно 78°.

Данные должны собираться в исходном состоянии, то есть в поперечных срезах апексов побегов, а не на развитых зрелых апексах. Кроме того, неправильная оценка фактической оси зрелого побега приведет к неправильному описанию паттерна. Можно надеяться, что случаи в таблице 7.11 будут пересмотрены на основании научного протокола и с учетом того, что нет никакого обоснованного доказательства существования этих последовательностей — ни в виде примитивных примордиальных паттернов, ни в виде паттернов органов на зрелых растениях, тератогенных или нормальных. Удивительно, что последовательности, описанные так давно (1831, 1868, 1878, 1883), не приводятся регулярно и последовательно в литературе в качестве результатов наблюдений. Должен быть выполнен глубокий анализ видов, приведенных в таблице 7.11, и проверена стабильность или повторение паттернов. Мы можем сделать заключительный вывод из этого исследования: **последовательности, прогнозируемые объяснительной моделью, охватывают все спиральные системы примордиев**.

Глава 8

Объяснительная модель и кольцевые паттерны

8.1. Мультимерные паттерны

В разделе 6.4 были описаны многопарные (спиральные) системы, а в разделе 1.2 было введено понятие кольцевых паттернов. Ричардс [636] классифицировал филлотаксисные паттерны, выделив три основных типа: спиральные, двурядные и кольцевые. Кольцевые, или мутовчатые, системы имеют два (литература предлагает для этого случая термины *перекрест*, *перекрестный*, *димерия*, *димерный*), три (*трикрест*, *трикрестный*, *тримерия*, *тримерный*, *трехрядность*, *трехрядный*) или несколько (*тетрамерия*, *пентамерия*, *гексамерия* и т. д.) органов в одном узле стебля или примордиев на одном кольце вокруг центра апекса побега. При этом образуются вертикальные ряды органов, параллельных оси стебля, или лучи примордиев, исходящие из центра апекса, то есть ортостихи. Для единообразия терминов основа «мерия» и приставки «ди», «три», «тетра», ... и «мульти» будут использоваться для описания колец, совмещенных и чередующихся.

В книге также используются термины *двурядность* или *двурядный* (чередующаяся унимерия) и *перекрест* или *перекрестный* (чередующаяся димерия). В двурядной системе, характерной для однодольных, листья или примордии располагаются на двух супротивных ортостихах, по одному листу в каждом узле. Перекрестная система показывает пару листьев на каждом узле, причем каждая пара образует прямой угол (если стебель рассматривается сверху) с парой на смежном узле стебля, формируя, таким образом, четыре ортостихи. Регулярное закручивание ортостих вокруг стебля вызывает вторичную спиральность, как в случаях спиродистихи и спиромоностихи (рассматриваемых в разделе 2.4).

В зависимости от того, содержат ли кольца $3, 4, 5, \ldots$ совмещенных или чередующихся органов или примордиев, системы имеют $3, 4, 5, \ldots$ или $6, 8, 10, \ldots$ равноотстоящих ортостих, соответственно. Чередующиеся кольца из n органов или примордиев, при $n = 1 \ldots 8$ наблюдаются, например,

у *Iris, Canna, Gasteria obtusifolia* и в семействе *Gramineae* ($n = 1$, двурядность); *Ligustrum, Aesculus, Clematis, Buxus, Azolla* и *Labiateae* ($n = 2$, перекрест); *Epilobium adenocaulon, Salvinia и Equisetum* ($n = 3$); *Licopodium selago* ($n = 4$); *Cucurbita pepo* и цветы многих двудольных ($n = 5$); *Raphia ruffia* ($n = 6$); *Cereus chilensis* ($n = 7$); *Sedum reflexum* ($n = 8$) (Черч [114]). Совмещенные кольца очень редки; они встречаются в таких цветах, как *Ruta* и *Primula*.

Согласно системе обозначений, используемой для парастихийных пар в спиральных паттернах, кольца из n органов или примордиев обозначают как (n, n), а двурядность как (1, 1). Черч [114] для описания кольцевых и спиральных паттернов предпочитает термины симметричный ($m = n$) и асимметричный ($m > n$), соответственно. Мы упоминали в разделе 3.5, что одно число в парастихийной паре (m, n) ни в коем случае не может более чем вдвое превышать другое, а может лишь варьироваться в пределах от (n, n) до $(n, 2n)$. Эти последние случаи, согласно Черчу [116], «относительно редки настолько, что их можно расценивать как несомненно второстепенные, как «уродцы» и «мутанты» генного механизма».

8.2. Предварительные соотношения среди паттернов

8.2.1. Мультимерия и многопарность

В этой главе выдвигается идея о том, что класс многопарных паттернов включает класс мультимерных паттернов. Кроме того, утверждается, что все паттерны получаются, математически и эволюционно, из подкласса многопарных нормальных и аномальных спиральных паттернов, рассмотренных в главе 6. Класс многопарных паттернов категоризируется согласно парности $J = 1, 2, 3, 4, \ldots$ так же, как класс двурядных и кольцевых паттернов категоризируется по числу органов или примордиев в узле. Ричардс [636] и Швабе [641] утверждали, что мультимерные и многопарные системы суть одно и то же.

Ричардс [636] приводит известные случаи двурядности и перекреста как предельные случаи однопарных и, соответственно, двупарных главных паттернов. Мысленно двупарность можно рассматривать как спиральный паттерн с углом расхождения 180°. Иными словами, здесь утверждается, что двурядность есть предельный случай аномального филлотаксиса, с учетом того, что при увеличении значения t в уравнении (6.6) d стремится к 180°. Значения $t = 2, 3, 4, \ldots$ действительно дают d = 151.1°, 158.1°, 162.4°, 165.3°, 167.4°, 168.9°, 170.1°,..., соответственно. Значения d, близкие к 180° (например 170.1° при $t = 8$), дают спиральную двурядность — случай двурядности с двумя слабоспиральными ортостихами.

Перекрест определяется как паттерн с углом 90° между ортостихами. Он рассматривается Ричардсом как двупарный вариант двурядной системы. Чередующаяся тримерия (кольца с тремя примордиями) — паттерн с углом 60° между ортостихами; в случае тетрамерии угол равен 45°; кольца с J примордиями имеют угол $360°/2J$. Работа с такими ортостихами может привести к неверному определению паттерна. Действительно, четыре ортостихи формируются при перекресте, когда примордий соединяется с совмещенным примордием через кольцо. Но примордии в кольце должны быть связаны с примордиями в последовательных смежных кольцах, образуя, таким образом две винтовых линии вокруг стебля. Система в этом случае оказывается частным предельным случаем двупарности. Подобным же образом чередующаяся тримерия становится частным случаем трехпарных паттернов, с тремя винтовыми линиями одного направления и тремя — встречного, соединяющими все примордии. На рис. 1.1 показан случай пентамерии; здесь же можно наблюдать 5 спиралей, закручивающихся в одном направлении и 5 спиралей во встречном.

Уильямс ([894], с. 38) приводит значения филлотаксисного индекса Ричардса (раздел 4.4) для ортогональных кольцевых систем $(n, n) = (1, 1) \ldots (6, 6)$. Соответствующие пластохронные отношения R равны 23.083, 2.193, 1.417, 1.217, 1.134 и 1.091. Подставляя эти значения R в таблицу определения паттернов (таблица 4.3) и отыскивая значения $m+n$ с углом γ, наиболее близким к 90° (фактически γ оказывается в каждом случае между 87° и 88°), получаем значения суммы $m + n$ = 2, 4, 6, 8, 10 и 12, равные значениям суммы $n + n$ для шести кольцевых систем, упомянутых выше. Кольцевые паттерны ведут себя подобно многопарным, и таблица 4.3 может быть использована для мультимерных паттернов. Вслед за Ричардсом, Уильямс также рассматривает кольцевые системы как многопарные.

8.2.2. Ложные кольца Шоута

Шоут [726] сообщает о том, что в самом начале исследований в области филлотаксиса Шимпер и другие ученые отрицали существование истинных колец, утверждая, что все лиственные кольца обладают определенной последовательностью членов. Исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа подтверждают, что органы в кольце возникают в более или менее быстрой очередности, сопровождаемой более длинным пластохроном. Рутихаузер и Сэттлер [688] предполагают, что кольцо появляется в результате разбиения отдельного примордия на множество меньших единиц после закладки. Согласно Шоуту, существуют истинные и ложные кольца, и его обзор показывает, что на сосудистых растениях *значительное боль-*

шинство всех колец — ложные кольца (например, в семействах *Equisetineae, Casuarinaceae, Labiatae*), что истинные кольца редки, и что цветковые кольца, «вероятно, всегда являются ложными кольцами». Вслед за Нуагелем, Шоут [727] поддерживал гипотезу о происхождении кольцевого филлотаксиса от спиральных паттернов.

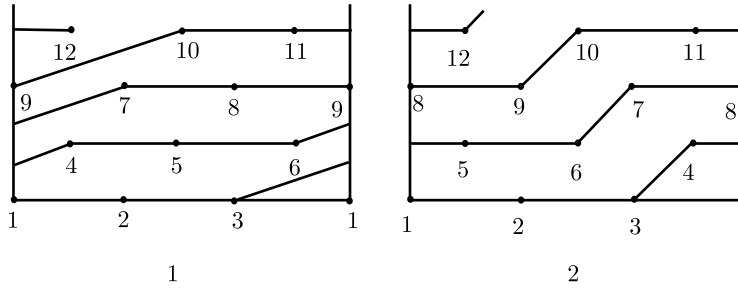


Рис. 8.1. Схемы Шоута [727]. Видно, как чередующиеся тримерные кольца могут быть преобразованы в спиральные системы. Хотя точки расположены одинаково в обеих схемах, соединяя и нумеруя их указанными способами, мы получаем (1) систему (2, 3), принадлежащую главной последовательности, и (2) систему (3, 4), принадлежащую первой дополнительной последовательности

Рис. 8.1 показывает, каким образом на основании изучения экземпляров *Helianthus annuus* цилиндрическая решетка чередующейся тримерии интерпретируется Шоутом как спиральный паттерн. На рис. 8.1(1) мы видим системы (2, 3) и (5, 3), в то время как те же самые точки на рис. 8.1(2) образуют системы (1, 3) и (4, 3). На рис. 8.1(1), средний угол расхождения очевидно равен $(120 + 120 + 180)°/3 = 140°$, в то время как на рис. 8.1(2) он равен $(120 + 120 + 60)°/3 = 100°$. Шоут утверждает, что тримерные кольца могли также произойти от трехпарной главной последовательности $3\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$, но что ему не известны примеры такого случая.

8.3. Переходы между паттернами

8.3.1. Непрерывные и прерывные переходы — естественные и индуцированные

В пределах конкретной спиральной системы могут происходить переходы, при которых филлотаксис, выраженный одной парой членов последо-

вательности, изменяется на другую пару членов той же последовательности. Возрастающий и убывающий филлотаксис — примеры таких переходов. Переходы вызваны непрерывным изменением возрастания r. Таким образом, естественно использовать для упаковок примордиев термин «непрерывный переход», уже используемый в литературе для описания цилиндрических упаковок кругов и сфер (Харрис и Эриксон [311]). Например, *Helianthus annuus* может в пределах одного экземпляра иметь филлотаксис $(13, 21)$, $(34, 21)$ и $(34, 55)$. *Cynara scolymus* показывает феномен убывающего филлотаксиса по главной последовательности. Механизм таких переходов изучался Черчем [114]. При каждом переходе парность (J) паттерна и хиральность генетической спирали остаются теми же. В начале цветения многие растения показывают переходы от двурядности или перекреста к спиральности; наблюдались также и обратные переходы.

Переходы могут происходить между различными последовательностями, в результате чего меняется парность или хиральность генетической спирали. Такие переходы называют прерывными. Например (Черч [114]), у *Podocarpus japonica* наблюдаются апексы (5, 8) (главная последовательность), изменяющиеся на 2(3, 5) (двупарная главная последовательность), и апексы, системы которых изменяются от (3, 5) (главная последовательность) к (3, 4) (первая дополнительная последовательность). *Cereus chilensis* может возрастать от последовательности (7, 8) (пятая дополнительная последовательность) к (7, 9) (вторая побочная).

Существуют также прерывные переходы между кольцевыми и спиральными паттернами. Например, *Echinopsis eyriesii* показывает паттерны (7, 8), (7, 7), (8, 8), (6, 7) и 3(2, 3), а *Echinopsis tubiflora* — паттерны (6, 7), (5, 7), (6, 6) и 2(3, 4). Чешуйки плодов *Raphia ruffia* изменяются между (6, 6), (6, 7), (7, 7) и 2(3, 4). *Licopodium selago* показывает паттерны $(2, 2)$, $(3, 3)$, $(4, 4)$, $(4, 5)$, $(5, 6)$ и $(5, 5)$ (названные Черчем «вырожденными»).

Более поздние эмпирические исследования (например, Мейсенхеймер [526, 528]) на различных видах растений подтверждают, что прерывные переходы действительно происходят в природе. Известный пример — зрелый *Bryophyllum tubiflorum*, у которого наблюдается не менее пяти различных паттернов на одном экземпляре. (Гомес-Кампо [256], Хеллендорн и Линденмайер [321]). Мутантный *Zea mays* (Грейсон и Вальден [275]) показывает нормальный двурядный паттерн в нижней трети (или двух третях) и перекрестное или спиральное расположение в верхней трети кроны.

Более того, эксперименты (например, М. и Р. Сноу [770], Вьет и Арнал [848], Швабе [738, 740], Максимович, Кордеро и Эриксон [505], Эриксон и Мейсенхеймер [203], Мейсенхеймер [525], Минго-Кастел [544], Марк и Хакетт [508]) с различными искусственными вмешательствами на мери-

стеме (например, операционное вмешательство, облучение, инъекции таких гормонов, как бензиладенин и гиббереллин) позволяют сделать заключение о том, что отдельный геном может произвести разнообразие паттернов, в том числе сдвиг от кольцевых паттернов к спиральным и наоборот. Тот факт, что на одном растении может наблюдаться два типа паттернов, указывает на их родство. Явление филлотаксисного перехода свидетельствует о том, что различные паттерны незначительно отличаются друг от друга.

8.3.2. Механизм перехода

Переходы к симметрии (кольцу) получаются (и в изобилии иллюстрируются Черчем [114]) путем уравнивания числа спиралей, идущих в обоих направлениях. Черч наблюдал, что эти переходы происходят при добавлении или потере парастихи (одной за переход), с последующим изменением паттерна в других отношениях. Например, структура (6, 7) (*Cactaceae*) стала бы истинно симметричной с кольцами (7, 7) и (6, 6) либо путем добавления длинной парастихи, либо путем потери короткой. Во всех подобных случаях первоначальная форма генетической спирали исчезает. В результате добавления короткой парастихи система стала бы двупарной (6, 8) = 2(3, 4).

Наоборот, добавление спиралей к симметричной системе, как у *Hippuris, Casuarina* и *Equisetum* (совершенно вторичные кольца), вызвало бы вторичный регресс к спиральности, «хотя в этих высоко специализированных видах данное событие столь редко, что случается как «причуда». Наконец, Черч утверждает, что чрезмерные изменения этих видов вскоре приводят к «безнадежной иррегулярности», к хаотическому или неупорядоченному филлотаксису.

В настоящее время хорошо известно, что цикл формирования примордия апикальной меристемой включает в себя следующие события. Меристема расширяется, и часть ее формирует новый примордий. Площадь поверхности меристемы резко уменьшается, а затем увеличивается снова. При продуцировании каждого нового примордия центр апикального купола мгновенно перемещается к новому положению. Грин и Бакстер [272] на основании этого эффекта описали простую геометрическую активность меристемы для четырех категорий филлотаксиса: кольцевого, двурядного, трехпарного и спирального. Можно легко представить, что фигура, образуемая центром меристемы в момент появления примордия, является, соответственно, точкой, отрезком, многоугольником и кругом. Я полагаю, что между этими фигурами возможны геометрические переходы, подобные биологическим переходам между филлотаксисными паттернами.

Исследуем случай многоугольников и кругов. Рассмотрим, например,

побег, паттерн которого определяется главной последовательностью и углом Фибоначчи. На зрелом стебле можно легко распознать 3 ортостихи. Это соответствует филлотаксисной дроби 1/3, то есть приблизительно углу расхождения 120°. Если смотреть вдоль стебля по направлению к апексу, лучшее приближение может быть получено с дробью 2/5, соответствующей углу 144°, и 5 ортостихами. Далее, по тому же способу, следуют дроби 3/8, 5/13, . . . , соответствующие углам 135°, 138.46°, . . . , приближающимся к значению 137.5°. Для того же самого растения мы можем, таким образом, представить, что центр купола перемещается по вершинам многоугольников с $3, 5, 8, 13, \ldots$ сторонами, соответственно. Например, *Euforbia wulfenii* с 8 ортостихами и 135° и 3 ортостихами и 120°, соответствует тем же принципам. Точно так же у *Euphorbia biglandulosa*, исследованной Грином, количество ортостих соответствует числам из первой дополнительной последовательности, и вершины различных многоугольников, определяемых движением центра апикального купола, расположены на окружности. На растении со спиральным расположением листьев существует столько же ортостих, сколько приближений к углу расхождения. Чем больше число ортостих, тем лучше аппроксимация расхождения и точнее приближение многоугольника к окружности.

В случае естественных переходов лежащая в их основе геометрическая активность апекса может подчиняться следующим геометрическим законам. Окружность для спиральных паттернов: 1) является многоугольником с множеством сторон; 2) сжимается до точки (то есть до кольцевых паттернов), при уменьшении радиуса; 3) является частным случаем эллипса, который при сжатии становится отрезком (двурядность). Что происходит в апикальной меристеме при изменении филлотаксиса? Переходы между паттернами являются, в частности, результатом взаимодействия между изменениями R или r (возрастания) и изменениями d (угла расхождения) благодаря пластичности растущей точки. Когда d относительно стабильно, изменения R или r дают непрерывные переходы, происходящие посредством симметричного расширения или сжатия окружности стебля. Теоретически, прерывные переходы могут происходить вследствие какой-либо асимметрии системы. Согласно Черчу [114], описанные Мейсенхеймером и Загорска-Марек [530] прерывные переходы могли быть вызваны локальным увеличением или уменьшением окружности апекса, дающим возможность добавления или потери парастихи в семействе. Мы вернемся к предмету переходов в контексте кристаллографического филлотаксиса в главе 10, где также будет предложен вероятный механизм перехода, основанный на результатах главы 4.

8.4. Примитивность спиральности

8.4.1. Эволюционные уровни образования паттернов

Наиболее развитое состояние филлотаксиса особенно хорошо просматривается в структуре цветов, а также в специализированных ассимилирующих побегах (*Hippuris, Labiateae, Oleaceae, Equisetineae, Dasycladeae, Characeae*), представляющих случай чередующихся колец (Черч [114], с. 142). В *филлотаксисе цветов* (называемом антотаксисом), при развитии от самых примитивных семейств покрытосеменных (*Magnoliidae* и *Hamamelididae*) до высокоразвитого (*Asterideae*), кольцевые паттерны наблюдаются значительно чаще, а распространенность чисел Фибоначчи цветковых органов, даже у цветов с кольцевыми паттернами, кажется, появляется как некий атавизм и свидетельствует о том, что предки многих цветов имели спиральные паттерны (см. Эндресс [195]).

Вероятно, не бесспорно утверждение о том, что на эволюционном уровне цветов спиральный антотаксис примитивен, а кольцевой филлотаксис прогрессивен, если учесть, что, по данным наблюдений, переходы происходят в обе стороны и что в самых ранних известных ископаемых цветах встречается как спиральное, так и кольцевое расположение органов. Во флоре каменноугольных отложений *Equisetalean* кольца весьма распространены; даже в ископаемых морских водорослях есть примеры колец. Однако все *Phanerogams, Cryptogams* и большая часть морских водорослей с кольцевыми рядами боковых членов либо возникают в асимметричном (спиральном) состоянии, либо обнаруживают следы его в последующем развитии (Черч [114, 116]). Кубицки [436] обращает особое внимание на тот факт, что димерное, тримерное и пентамерное состояния происходят от спирального антотаксиса, и подчеркивает невозможность возвращения к спиральному филлотаксису от тримерии.

Применяя теорию рекапитуляции (иначе называемую законом Хайкела) к многочисленным паттернам, наблюдаемым в апексах *Acacia*, Рутихаузер [685] пришел к заключению, что можно выделить три эволюционных уровня. Спиральный филлотаксис считается примитивным; пучковый (полукольца), пекулярный и рассеянный виды филлотаксиса считаются промежуточными; а мутовчатый (кольцевой) филлотаксис считается производным от них. Таким образом, по Черчу, пекулярный паттерн отражает переходы от спирального паттерна к кольцевому.

Многие ботаники, включая Черча [114, 116] и Корнера [124], утверждали, что спиральность примитивна в биологическом смысле и что все остальные системы происходят из более ранних состояний спиральной ор-

ганизации: «различные фазы и усложнения кольцевых и аномальных систем, наблюдаемые у высших растений, являются всецело вторичными и производными» (Черч [114]). Согласно Черчу [116], сравнительная морфология могла бы показать, что кольца (симметрия) могут рассматриваться как вторичные специализации родоначального асимметричного (спирального) состояния, причем чередование колец является фактически самым ярким свидетельством этой связи. Ясно, что спиральность не универсальна, но спиральные системы, выраженные главной (Фибоначчи) последовательностью, являются столь очевидно преобладающими, что «хорошо подтверждается вывод, что филлотаксис Фибоначчи может расцениваться как филогенетически примитивный $\langle \ldots \rangle$. Симметрия Фибоначчи, по сути, есть один из наиболее архаичных соматических факторов. Трудно проследить что-либо филетически более отдаленное» (Черч [115]), чем асимметрия, выражаемая главной последовательностью, которая является наиболее общей и наиболее широко распространенной. «Это, несомненно, предоставляет ключ к разгадке его чрезвычайного постоянства и указывает на то, что это наиболее элементарный и, вероятно, первородный случай; кольцевые системы появились как запоздалая мысль» (Черч [114]). Для Черча асимметрия (спираль) скорее, чем симметрия (кольцо), — примитивное состояние, при отсутствии любой причины для обратного; а симметрия — вторичное явление, физиологически независимое от первого, но филогенетически связанное с ним. Спиральные паттерны были бы простейшими в механистическом, морфологическом и эволюционном смыслах, а эволюция, как правило, происходит от простого к сложному.

Черч полагал, что все типы филлотаксисных паттернов, отличных от выражаемых последовательностью $\langle 1, 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$, могут пролить свет на причины, которые стремятся вызвать симметрию. В [114] Черч рассматривает дополнительные паттерны $(m, m+1)$ (например, (4, 5), (5, 6), (6, 7), ...), наблюдаемые у *Echinocactus williamsii* $(m = 3)$, *Stangeria paradoxa* $(m = 4)$, *Echinopsis tubiflora* $(m = 5)$, *Echinopsis multiplex* $(m = = 6)$, *Echinopsis eyriesii* $(m = 7)$ и *Richardia africana* $(m = 8)$ как признаки более полного приближения к симметрии, как стремление к равенству в числе парастих. Малейшее отклонение от абсолютной симметрии производит очевидный спиральный эффект. Этот феномен может наблюдаться у *Licopodium* и *Raphia* и хорошо проиллюстрирован на схемах Черча [114]. В том смысле, который поясняется в разделе 8.5, кольца — всего лишь предельные случаи.

Для Черча [115] первичное «намерение» природы, таким образом, приняло форму спиральных паттернов, по отношению к которым все другие типы филлотаксиса являются филетически связанными. Выражаясь несколь-

ко пренебрежительно, он говорит о «морфологах-теоретиках, пристально рассматривающих растения в течение более чем столетия, полностью игнорируя при этом их филетическое происхождение в подводной среде». Поддержанный позже Корнером, Черч [115] подчеркнул, что полный процесс образования паттерна у высших растений, должно быть, начался в море, с такими правилами роста, как перевершинивание. Последний принцип, как известно, является предтечей принципа спирального роста. Это один из эволюционных принципов теломной теории Циммермана, которая может быть основой существования всех сосудистых растений (раздел 3.2).

8.4.2. Методологические предпосылки моделирования

Примитивность спиральности в эволюции растений подтверждается эмпирически и оправдывается логически, но тем не менее это всего лишь допущение, хотя и хорошо обоснованное. В этом разделе будут исследованы методологические следствия этого допущения.

Мы упомянули выше, что разнообразие паттернов обусловлено количественными различиями единого механизма. Данная концепция заставила теоретиков обратиться одновременно к проблемам образования спиральных паттернов, кольцевых паттернов и переходов. Одна из причин, вызывающих трудности при создании полной модели, порождена неспособностью разработчиков наметить отдельные шаги в процессе моделирования филлотаксисных паттернов, соответствующие определенным шагам в их эволюционном образовании. Если спиральность примитивна, то математическая модель должна быть способна в первую очередь воспроизводить все спиральные паттерны. Другие типы паттернов являются побочными продуктами эволюции спиральных паттернов, вторичными паттернами, для которых, возможно, требуется отличный механизм или дополнительное управление. Объяснение переходов от спиральных паттернов к другим типам паттернов есть, с этой точки зрения, второстепенная проблема.

Паттерны должны производиться в последовательности, соответствующей порядку их появления в реальном мире, то есть относительным частотам их появления. Данный подход предлагает следующую **эволюционную классификацию филлотаксисных паттернов**, соответствующую предполагаемой последовательности эволюционных событий. Предполагается, что основные категории паттернов в их общем филогенетическом порядке располагаются следующим образом:

нормальный филлотаксис с $J = 1$;
нормальный филлотаксис с $J = 2, 3, 4, \ldots$;
аномальный филлотаксис $(J = 1)$;

чередующиеся кольца;
совмещенные кольца.

Во-первых, модель должна охватывать все спиральные паттерны. Во-вторых, модель необходимо расширить так, чтобы она адекватно воспроизводила переходы к кольцам, а затем объединить эти два шага. Ясно, что, разделяя проблему на отдельные составляющие, ее легче решить.

Модель в главе 6 соответствует первому методологическому шагу, предложенному здесь. Можно получать спиральные паттерны, управляемые последовательностями (6.3) и (6.5). Эта модель предполагает, что различные типы спиральных (многопарных) паттернов появлялись с соответствующей частотностью благодаря их способности максимизировать энергию согласно условию, что возрастание числа примордиев необходимо для того, чтобы производить постоянный ритм.

8.5. Основные соотношения среди паттернов

8.5.1. Первая гипотеза: образование чередующейся мультимерии из многопарных нормальных систем с $t = 2$

Для объяснения чередующихся колец необходимо показать, как углы 90° (перекрест), 60° (тримерия), 45° (тетрамерия), и т. д. развиваются из спиральных паттернов. В таблице 8.1 сведены данные, иллюстрирующие два предположения относительно данного вопроса. Первое объясняет, как чередующиеся кольца развились из нормальных паттернов, выражаемых двупарной, трехпарной, четырехпарной и т. д. главными последовательностями, и показывающих углы расхождения, представленные в четвертом столбце таблицы (углы в (6.4) с $J = 2, 3, 4, 5$ и $t = 2$; углы для $t > 2$ несущественны, так как они меньше упомянутых углов). Углы в четвертом столбце таблицы не намного отличаются от бóльших углов расхождения в соответствующих кольцах (столбец 2). Иначе говоря, угол в системе (6, 4), то есть $360°/(2J + J\tau^{-1})$, находится близко к $360°/2J$, углу для кольца с J примордиями.

Такая интерпретация, несомненно, удовлетворила бы Ричардса. Черч [114] также мог бы согласиться с этой точкой зрения. Он заявляет, что различие между истинно перекрестной (2, 2) системой и двупарным вариантом (2, 4) часто визуально неразличимо. «Имея в виду, что перекрестная система представляет собой удвоенную конструкцию (2, 2) = 2(1, 1), возможность вторичного возвращения к удвоенной спиральной конструкции, подразумеваемой в двупарных системах, весьма вероятна». Случай, в котором $J > 1$, был признан ранее О. и Л. Бравэ [75] как своего рода про-

Таблица 8.1. Образование чередующихся колец из нормальных паттернов (последовательность (6.3) с $t = 2$ и $J = 2, 3, 4, \ldots$, обозначающим парность, и расхождением (6.4)) или из аномальных систем (последовательность (8.1) с $J = 2, 3, 4, \ldots$ и расхождением (8.2))

Кольцо	Расхождение	Расхождение (6.4)		Расхождение (8.2)		
$J =$	в кольце	Парность J	$t = 2$	J	$t = 4$	$t \gg 4$
2	90°	дву-	68.75°	2	81.2°	90°
3	60°	трех-	45.84°	3	54.1°	60°
4	45°	четырех-	34.38°	4	40.6°	45°
5	36°	пяти-	27.50°	5	32.5°	36°

межуточное состояние, дающее одновременно как кольца, так и спирали. Используя в качестве примера *Epilobium angustifolium*, Черч [114] утверждал, что многопарные системы могут теперь рассматриваться с позиции переходов к симметричным (кольцевым) конструкциям и что многопарность $(J = 2, 3, 4, \ldots)$ является «отличительным признаком симметричной конструкции».

Если чередующиеся кольца происходят из нормального филлотаксиса с $t = 2$, то углы в столбце 4 таблицы 8.1 должны увеличиться, чтобы стать равными углам из столбца 2. Вероятно, *в ходе эволюции правила формирования паттернов совершенствовались, усиливались или ослаблялись*. Одно из них — часто применяемое правило Гофмейстера. Согласно этому правилу, новые примордии появляются на апексе побега в позициях, наиболее удаленных от границ оснований уже существующих соседних примордиев. С биологической точки зрения, углы в чередующихся кольцах могут быть углами многопарных нормальных систем с $t = 2$, путем эволюционного расширения обеспечившим большее пространство для каждого примордия. Тогда *чередующиеся кольца соответствуют усилению правила Гофмейстера, а совмещенные кольца следуют из ослабления этого правила*.

В спиральной системе, выражаемой, например, главной последовательностью, управление углом расхождения очень свободное в случае явных пар (1, 2) и (2, 3), учитывая, что угол при этом находится в интервалах [0°, 180°] и [120°, 180°], соответственно (глава 2). По мере того, как филлотаксис возрастает по последовательности, предел колебаний расхождения сжимается. Действительно, явные пары более высокого порядка типа (8, 13) или (13, 21) дают интервалы [135°, 138.46°] и [137.14°, 138.46°], близкие к углу Фибоначчи. В этих случаях расхождение полностью управляемо. Если допустить, что усиление правила Гофмейстера было генетически за-

кодировано в некоторых случаях в ходе эволюции, то можно считать, что угол расхождения максимизировался. Спиральные системы, выражаемые низкими вторичными числами, могут быть колыбелью всех возможностей, включая эрратические паттерны.

8.5.2. Вторая гипотеза: происхождение чередующейся мультимерии из аномальных систем

Это вторая попытка объяснить чередующиеся кольца. Учитывая, что теперь даже не требуется воображать дополнительное эволюционное ограничение (например, усиление правила Гофмейстера), данная гипотеза может выглядеть более привлекательной. Допуская, что многопарность происходит из однопарности, чередующиеся кольца можно рассматривать как происходящие из аномальных паттернов, выражаемых последовательностью (6.5), тем же способом, что уже был предложен для двурядности, то есть из угла в (6.6) при увеличении t. Рассмотрим экземпляр с расхождением $d = 170°$. Это спиральный паттерн, выражаемый последовательностью $\langle 2, 17, 19, 36, \ldots \rangle$ ($t = 8$ в последовательности (6.5)). В сущности, этот паттерн напоминает двупарность. Практически это спиральная двурядность с двумя немного спиральными ортостихами.

Теперь представим паттерны, выражаемые последовательностью

$$J\langle 2, 2t + 1, 2t + 3, 4t + 4, 6t + 7, \ldots \rangle, \tag{8.1}$$

(где для $J = 1$ мы имеем последовательность (6.5)). Для $J = 2, 3, 4, \ldots$ получаем гипотетическую аномальную двурядность, трехпарность, четырехпарность, и т. д. Деление угла расхождения в уравнении (6.6) на J дает расхождение, соответствующее последовательности (8.1):

$$d = 360[2 + (t + \tau^{-1})^{-1}]^{-1}/J. \tag{8.2}$$

Легко показать, что для любого заданного значения J, при возрастании t, расхождение становится равным расхождению в кольце с J примордиями, как показано в последнем столбце таблицы 8.1. Этим способом чередующиеся мультимерные системы отражают многопарные аномальные системы ($J > 1$).

В качестве примера рассмотрим спиральный паттерн 2(9, 11) ($t = 4$, $J = 2$ в последовательности (8.1)). Тогда соответствующий угол расхождения будет приблизительно равен $162.4°/2 = 81.2°$. Этот угол находится близко к 90°, так что система практически соответствует перекрестной системе; мы имеем спирально-перекрестную систему со слабоспиральными ортостихами.

8.5.3. Совмещенные кольца — нормальные многопарные системы

Чередующиеся кольца встречаются в подавляющем большинстве симметричных конструкций растений. Для Черча [114] чередование — нормальное и примитивное состояние колец. Он заявляет, что совмещенные кольца чрезвычайно редки, их присутствие в растительном побеге сомнительно (Черч [116]). Они встречаются у цветов и обычно расцениваются как системы вторичного происхождения, как частный случай более общей асимметричной формы спирального вихря (Черч [114]). Здесь предполагается, что совмещенные кольца получаются из нормальных спиральных систем следующим образом.

Возьмем, например, нормальный спиральный паттерн с $t = 9$ и $J = 3$. Это трехпарная система с углом расхождения $37.4°/3 = 12.5°$, значение которого близко к 0°, то есть к углу расхождения для тримерных совмещенных колец. В таблице 8.2 приведены углы расхождения в многопарных нормальных паттернах (последовательность (6.3)) с $t = 9$ и с $t \gg 9$. Нормальная спиральная система напоминает систему совмещенных колец со слабоспиральными J ортостихами. Но когда в нормальных многопарных системах t возрастает, угол расхождения (в уравнении (6.4)) приближается к 0° и ортостихи становятся совершенно прямыми.

Таблица 8.2. Образование совмещенных колец из нормальных паттернов

Кольцо	Расхождение	Последовательность (6.3)	Расхождение(6.4)	
$J =$	в кольце	Парность J	$t = 9$	$t \gg 4$
2	0°	дву-	18.7°	0°
3	0°	трех-	12.5°	0°
4	0°	четырех-	9.4°	0°
5	0°	пяти-	7.5°	0°

8.5.4. Замечания относительно модели и существования прогнозируемых паттернов

Модель главы 6 основывается на иерархическом представлении филлотаксисных паттернов. В иерархии могут быть определены три важных характеристики: стабильность паттерна $S(T)$, его сложность $X(T)$ и его ритм w. Энтропия E_b — функция этих параметров, выражаемая уравнением. Модель позволяет вычислять и сравнивать затраты энтропии для каждого спирального паттерна. Паттерн, выбираемый в пластохроне P_r, в котором

заканчивается цикл, минимизирует функцию энтропии. Многопарные паттерны появляются в результате установленного при различных значениях P_r ритма с периодом 2.

Были предложены предварительные соотношения и признаки сходства между многопарными и мультимерными паттернами. Глава 8 основывается на допущении, что причины, ведущие к возникновению филлотаксисных паттернов, следует рассматривать в филогенетическом ракурсе. Были установлены надежные и приемлемые основания для интерпретации мультимерных паттернов, что способствовало усовершенствованию (раздел 8.4) эволюционной классификации паттернов Черча. Рис. 8.2(1) показывает, как в процессе эволюции спиральные системы постепенно трансформировались в кольцевые.

Важным представляется тот факт, что несмотря на то, поддерживаем ли мы первое предположение о чередующихся кольцах (раздел 8.5.1) или второе (раздел 8.5.2), существует только один тип филлотаксисных паттернов (многопарные паттерны) и два типа спиральных систем (нормальные и аномальные системы). Мультимерные системы — это спиральные системы, получающие специальные названия, когда t принимает значения, например, больше 5 (см. рис. 8.2(1)). Мультимерные системы, в свою очередь, подразделяются на два класса — совмещенные кольца и чередующиеся кольца, представленные по правую сторону от двух пунктирных кривых на рис. 8.2(1). Рисунок показывает, что когда t возрастает в последовательностях (6.3) и (6.5), спиральные системы постепенно становятся спирально-кольцевыми, а затем кольцевыми системами. Значение J на схеме определяет диапазон значений угла расхождения от 0° до $180^\circ/J$ для случаев J-парности и J-мерии, совмещенной или чередующейся. ъ Рисунок построен на основании второй гипотезы (раздел 8.5.2) для объяснения чередующихся колец. Рис. 8.2(2) — упрощенная версия рис. 8.2(1).

Предельные случаи (мультимерия) — менее вероятные структуры по сравнению с превалирующими спиральными системами. Каждая спиральная система требует определенных затрат энтропии. Так, например, перекрест требует затрат энтропии, зависящих от степени приближения спиральной системы к истинному перекресту через формы спирального перекреста. При возрастании t в аномальных системах ($J = 2$ для перекреста) угол расхождения увеличивается и приближается к 90°, а затраты энтропии увеличиваются, когда спиральный перекрест приближается к истинной перекрестной системе, которая является относительно очень затратной.

Схема на рис. 8.2(1) прогнозирует существование паттернов, таких как моностиха, где все примордии или листья находились бы на единственной ортостихе, параллельной оси растения. Такой паттерн кажется невоз-

можным. Однако впоследствии я узнал, что он действительно существует. Он обнаруживается, например, у *Utricularia* (Р. Рутихаузер, беседа). Схема предсказывает также существование совмещенной димерии, которая является обычной для перистых листьев.

Заметьте, что для каждого t угол расхождения у аномальных систем намного ближе к 180°, чем у нормальных систем — к 0° (например, для $t = 8$ имеем $d = 170°$ и $d = 42°$ в уравнениях (6.4) и (6.6), соответственно). Другими словами, верхняя пунктирная кривая на рис. 8.2(1) лучше приближается к верхней асимптоте, чем нижняя пунктирная кривая — к нижней асимптоте. На этом основании можно объяснить относительное изобилие двурядности, перекреста и чередующихся колец по сравнению с совмещенными кольцами.

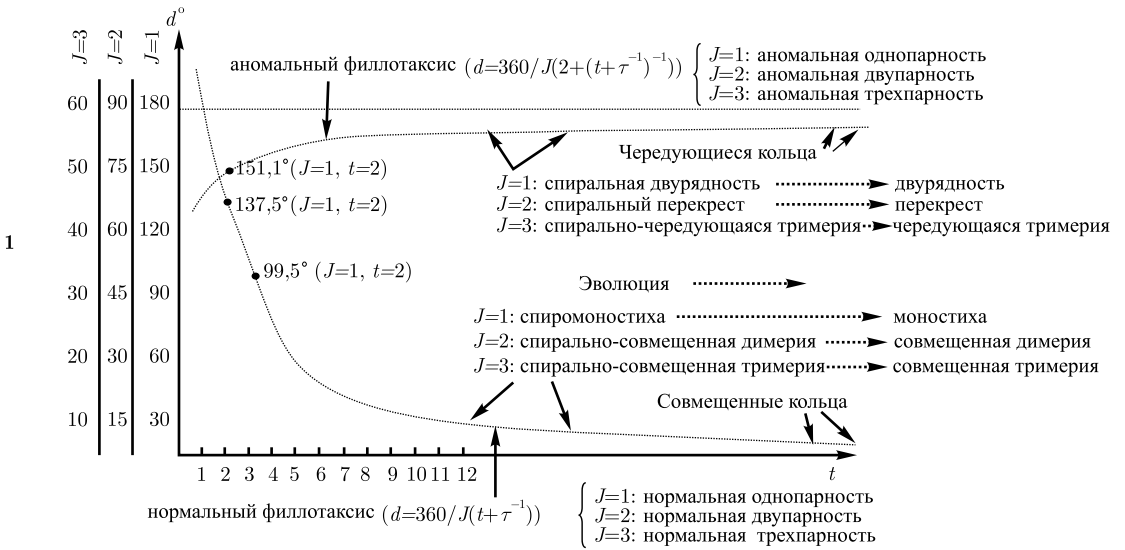
Модель может использоваться для построения динамической и обобщающей картины филлотаксиса. Тривиальные классификации (например, кольцевые и спиральные паттерны, или симметричные и асимметричные паттерны (Черч [114]), или спиральные и неспиральные паттерны (Грин [268])) утверждают дихотомию между филлотаксисными паттернами, освящают статическое представление о них, не показывая единство, стоящее за разнородностью. В модели предполагается, что разнообразие филлотаксисных паттернов возникает всего лишь за счет варьирования ритма продуцирования органов. По существу, имеются только многопарные паттерны. Среди них могут быть выделены частные категории паттернов. Если допустить обратное (спиральность не примитивна), то рис. 8.2(1) следовало бы читать справа налево — то есть от мультимерии к спиральности — а не слева направо, как мы делаем сейчас.

8.6. Прогностические и объяснительные качества объяснительной модели

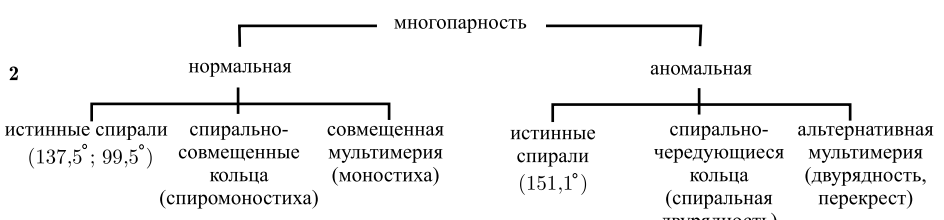
8.6.1. Анализ филлотаксиса *Dipsacus*

В разделе 7.3.2 я подчеркнул сложность распознавания паттернов в роде *Dipsacus*, при исследовании которого морфологами возникает ряд теоретических проблем. Барабе и Вьет [30] вывели из объяснительной модели последовательную интерпретацию роста и филлотаксиса *Dipsacus silvestris* в его нормальном и бивеерном состояниях. Бивеерность встречается, например, у *Rubia, Saponaria, Galium, Mentha*. Она заключается в выстраивании листьев в линию на ненормально скрученном стебле (рис. 8.3(1)). Именно у *Dipsacus silvestris* этот феномен был наиболее хорошо изучен. Листья этого растения обычно показывают перекрест (рис. 8.3(2)).

1


d^o
J=3 J=2 J=1
60 90 180
50 75 150
40 60 120
30 45 90
20 30 60
10 15 30
аномальный филлотаксис (d=360/J(2+(t+τ^{-1})$^{-1}$))
J=1: аномальная однопарность
J=2: аномальная двупарность
J=3: аномальная трехпарность
151,1°(J=1, t=2)
137,5°(J=1, t=2)
99,5° (J=1, t=2)
Чередующиеся кольца
J=1: спиральная двурядность ····► двурядность
J=2: спиральный перекрест ····► перекрест
J=3: спирально-чередующаяся тримерия ····► чередующаяся тримерия
Эволюция ····►
J=1: спиромоностиха ····► моностиха
J=2: спирально-совмещенная димерия ····► совмещенная димерия
J=3: спирально-совмещенная тримерия ····► совмещенная тримерия
Совмещенные кольца
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 t
нормальный филлотаксис (d=360/J(t+τ^{-1}))
J=1: нормальная однопарность
J=2: нормальная двупарность
J=3: нормальная трехпарность

2


многопарность
нормальная
аномальная
истинные спирали (137,5°; 99,5°)
спирально-совмещенные кольца (спиромоностиха)
совмещенная мультимерия (моностиха)
истинные спирали (151,1°)
спирально-чередующиеся кольца (спиральная двурядность)
альтернативная мультимерия (двурядность, перекрест)

В случае скрученного стебля авторы наблюдали средний угол расхождения 151.3°, в то время как для правильного стебля был отмечен средний угол расхождения 75.4°. Для определения возможных значений t были использованы уравнения (6.4) и (8.2):

$$t = (360\tau - dJ)/dJ\tau, \tag{8.3}$$

$$t = (2dJ + dJ\tau - 360)/\tau(360 - 2dJ), \tag{8.4}$$

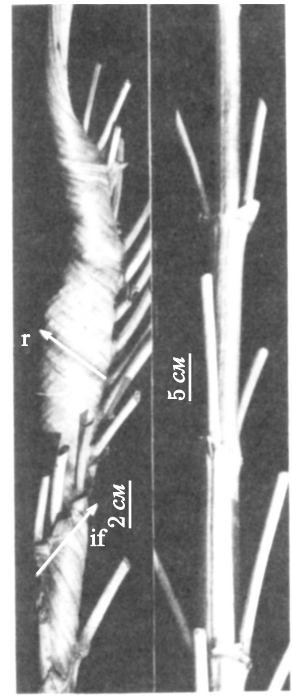
где J и t — целые числа. С учетом того, что система является перекрестной (это исключает возможность значений $J = 1$ и $t = 4$, получаемых из (8.3)), для правильного стебля необходимо, чтобы J было равно двум. Получены следующие результаты:

Для 75.4° и правильного стебля:
$t = 1.76$ ($J = 2$, нормальный филлотаксис),
$t = 1.96$ ($J = 2$, чередующиеся кольца).

Для 151.3° и скрученного стебля:
$t = 1.76$ ($J = 1$, нормальный филлотаксис),
$t = 2.03$ ($J = 1$, аномальный филлотаксис).

Учитывая, что 1.96 и 2.03 — значения, ближайшие к целому числу ($t = 2$ дает первую побочную последовательность), Барабе и Вьет заключили, что растение в его правильной и скрученной формах управляется последовательностью $J\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots\rangle$ с $J = 2$ и $J = 1$, что соответствует формам спирального перекреста (правильный стебель) и спиральной двурядности (скрученный стебель).

Рис. 8.2. (1). Пересмотренная энтропийная модель главы 6. Изолированые точки на двух пунктирных кривых отображают углы расхождения. Мультимерия — частный случай многопарности. Нормальный филлотаксис (последовательность (6.3) и расхождение (6.4)) и аномальный филлотаксис (последовательность (6.5) и расхождение (6.6)) постепенно изменяется на кольцевой филлотаксис через спирально-кольцевой филлотаксис, при возрастании t, для трех случаев колец (значение J, равное 1, 2 или 3). Согласно второй гипотезе (раздел 8.5.2), двурядность, перекрест и чередующиеся кольца являются частными случаями аномального филлотаксиса. Совмещенные кольца — частные случаи нормального филлотаксиса. Рисунок выделяет три известных угла расхождения. Между кольцами и обычными случаями спирального филлотаксиса — случаи типа спиральной двурядности и спиромоностихи. (Джан [394].) (2) Упрощенная версия рис. 8.2(1) с примерами для различных случаев



1 2

Рис. 8.3. (1) Часть скрученного стебля *Dipsacus silvestris*. (2) Часть нормального стебля того же экземпляра (Барабе и Вьет [30])

Далее авторы сравнивают свое объяснение с интерпретациями Плантефола [607] и Де Ври [177], чтобы узнать, сопоставимы ли они с их собственными. Де Ври объяснил, что перед началом скручивания листья уже образуют спиральный паттерн и что они показывают филлотаксисную дробь 5/13. Для Де Ври бивеерность объяснялась переходом от двупарности к однопарности. Плантефол связывал этот феномен с присутствием одной лиственной винтовой линии, тогда как правильный стебель показывает две таких винтовых линии. Интерпретация Барабе и Вьета согласуется не только с трактовками Плантефола и Де Ври, но и и с другими наблюдениями и интерпретациями. Основываясь на этой интерпретации, Барабе и Вьет анализировали известные факты в более последовательной методике, чем

позволяли другие гипотезы. Результаты Барабе и Вьета показывают большее формальное единство между филлотаксисами правильного и скрученного стеблей, чем об этом свидетельствуют интерпретации Де Ври и Плантефола.

Авторы заключают, что модель Джана интегрирует всю филлотаксисную изменчивость, наблюдаемую у *Dipsacus silvestris*. Барабе [28] дает краткий обзор филлотаксисных паттернов рода и показывает, что вся изменчивость внутри рода также может быть объяснена посредством данной модели, включающей в себя нормальные, скрученные и тримерные стебли. В последнем случае автор предлагает новую интерпретацию работы Де Ври [177] в контексте модели. С точки зрения Барабе, существует взаимозависимость между математической моделью и экспериментальной моделью лиственных винтовых линий: первая объясняет единство среди разнообразия, а последняя пытается объяснить эти различия.

Вместо того, чтобы использовать вторую гипотезу для объяснения чередующихся колец, как это делали Барабе и Вьет, мы можем обратиться к первой гипотезе, утверждающей, что кольца происходят из нормальных спиральных паттернов с $t = 2$ (раздел 8.5.1). Это означало бы, что правильный стебель — нормальный в основе своей паттерн, выражаемый двупарной главной последовательностью $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$, с последующей подгонкой соответствующего ей угла 68.75° к значению Барабе и Вьета 75.4°. Эта подгонка произошла в результате эволюционных ограничений, таких как усиление правила Гофмейстера. Данная интерпретация, подобно предыдущей, подразумевает две $(J = 2)$ генетические спирали, или лиственные винтовые линии. Интерпретация Барабе и Вьета для правильного стебля *Dipsacus* справедливо исходит из значения t, ближайшего к целому числу ($t = 1.96$). Интересно все же обратить внимание на несколько фактов. Альтернативное значение $t = 1.76$, упоминаемое авторами для правильного и скрученного стеблей: 1) дает положительный ответ на вопрос Вьета [845] о двупарности соцветия *Dipsacus* (где термин двупарный в данном случае означает двупарную главную последовательность); (2) поддерживает утверждение Черча о двупарности *Dipsacus silvestris*, как можно видеть по таблице 6.2; (3) указывает, что скрученный стебель управляется последовательностью Фибоначчи, в согласии с Плантефолом [607] и де Ври [177]; и (4) обосновывает заключение, что ненормальность объясняется переходом от последовательности $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$ к $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$.

Барабе, Бруйе и Бертран [29] использовали тот же метод для анализа филлотаксиса четырех видов *Begonia*. Они отметили высокие углы расхождения, в диапазоне от 150° (для *Begonia holtonis*) до 178° (для *Begonia coccinea*). На основании рис. 8.2(1) они заключили, что филлотаксис является аномальным, а более точно, — спирально-двурядным, и выражается по-

следовательностью $\langle 2, 2t+1, 2t+3, \ldots \rangle$, где $t = 2, 3, 4, 5, \ldots$. Они заметили, что величина пластохронного отношения, как правило, превышает величину 1.75 (исключением является *Begonia foliosa* с $R \approx 1.47$), которую Рутихаузер [684] принял как характерное значение для спирально-двурядных паттернов. По таблице 4.3 можно определить, что угол γ должен быть очень мал. Это требование удовлетворяется, поскольку наблюдения показали значения γ между 1° и 28°.

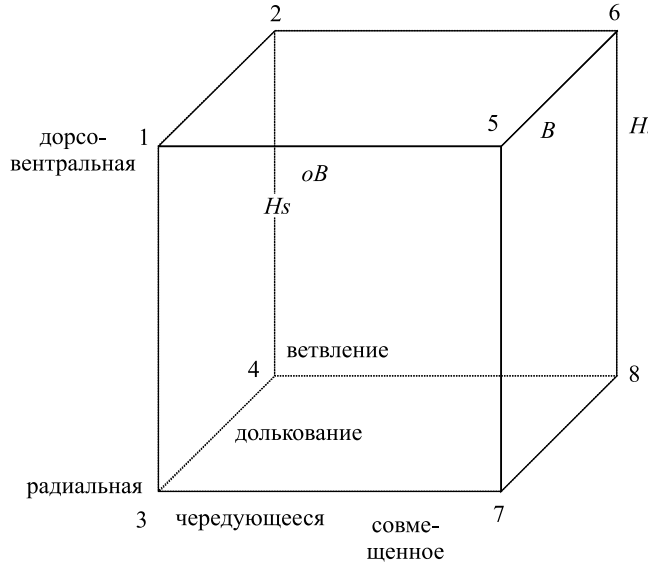


Рис. 8.4. Кубическое пространство Сэттлера [705] в морфологии цветов. Плоскость 1-2-4-3 представляет чередующееся расположение, плоскость 5-6-8-7 — совмещенное расположение, плоскость 1-5-7-3 представляет отсутствие ветвления, и т. д. Точка Hh (андроцейные члены *Hypericum hookerianum*), например, комбинирует совмещение с ветвлением и симметрией, несколько промежуточной между радиальной и дорсовентральной

8.6.2. Взаимосвязь с другими моделями

Рис. 8.2(1) может быть соотнесен с кубическим пространством Сэттлера [705] (рис. 8.4), в котором в упрощенной трехмерной схеме представлен динамический мультимерный подход Сэттлера к морфологии цветов.

Каждое из трех измерений куба представляет субмодальность роста: симметрия (от радиальной до дорсовентральной), степень ветвления (от отсутствия ветвления, через долькование, к ветвлению) и расположение (от чередующегося до совмещенного). Каждая точка внутри куба представляет определенную частную комбинацию «состояний» этих трех субмодальностей. Ось чередования–совмещения, поясняемая на рис. 8.2(1), показывает целый диапазон промежуточных паттернов между чередованием и совмещением через спирально-чередующиеся кольца, регулярные нормальные и аномальные спиральные системы и спирально-совмещенные кольца. Если взять точку, расположенную на оси чередования–совмещения (рис 8.4), то вертикальная плоскость, проходящая через эту точку и перпендикулярная к оси, представляет тип многопарности и отражает все возможные характеристики ветвления и симметрии.

Рихтер и Шраннер [643] предлагают простую гипотезу, которая предполагает ингибирующее воздействие на формирование паттернов, но не использует уравнения реакции диффузии. В духе Мейнхардта, Гирера (приложение 8) и Торнли (раздел 9.5), Рихтер и Шраннер полагают, что ингибирующие влияния идут от активизированных центров (примордии и апекс) и играют регулирующую роль в дальнейшей активации. Авторы связывают различные типы паттернов с пространственными и временными диапазонами ингибирующих влияний, производимых специфическими веществами.

Они полагают, что двурядность — результат кратковременного ингибирующего влияния дальнего действия. Если время жизни ингибитора возрастает, двурядный паттерн становится нестабильным и принимает вид филлотаксиса Фибоначчи. При еще большем увеличении длительности ингибирующего воздействия паттерн Фибоначчи сам становится нестабильным и дает последовательность Люка. Такая цепочка нестабильных состояний продолжается другими дополнительными последовательностями. Таким образом, выстраивается систематическая последовательность ситуаций, начинающихся с двурядности. Ту же самую последовательность ситуаций можно представить, начиная с перекреста вместо двурядности, в результате чего возникают различные типы двупарности, и далее, через чередующуюся димерию, совмещенная димерия. Рихтер и Шраннер предполагают, что двурядный паттерн превратится в перекрестный, если длительность ингибирующего воздействия увеличить, а пространственный диапазон одновременно уменьшить. На рис. 8.5 представлены их предположения в общем виде. Рихтер и Шраннер заключают, что для более тщательного исследования их диаграммы состояний требуется детальное количественное исследование по линиям Гирера – Мейнхардта.

Рихтер и Шраннер не упоминают о побочных последовательностях, совмещенных и «спиральных» кольцах, изображенных на рис. 8.2(1). Но они могут быть включены в рассуждение благодаря сопоставлению рис. 8.5 и 8.2(1). Рис. 8.6 — более подробная версия рис. 8.5. Начиная, например, с двурядности ($J = 1$) и увеличивая время жизни ингибитора при сохранении пространственного диапазона постоянным, нужно следовать по верхней кривой на рис. 8.2(1) до точки ее пересечения с нижней кривой, через спиральную двурядность и побочные последовательности, идя к последовательности Фибоначчи и дополнительным последовательностям, и в конечном счете — к моностихе через спиромоностиху. Горизонтальная ось на рис. 8.5 соответствует вертикальной оси на рис. 8.2; увеличение времени жизни ингибитора уменьшает расхождение. Кроме того, уменьшение пространственного диапазона ингибирования увеличивает парность J. Каждый переход между паттернами можно объяснить по этим линиям.

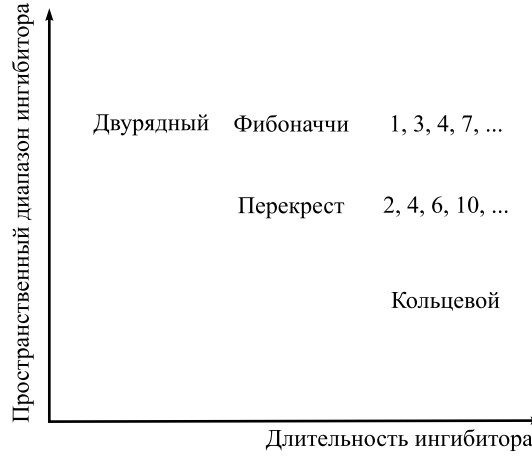


Рис. 8.5. Диаграмма состояний, связывающая разные виды филлотаксиса по двум основным характеристикам ингибирующего вещества — времени жизни и пространственному диапазону (Рихтер и Шраннер [643])

8.6.3. Нарушенные паттерны

Кирхофф и Рутихаузер [427], изучая литературу по костальному филлотаксису, получили новые данные относительно трех видов *Costus*. Для

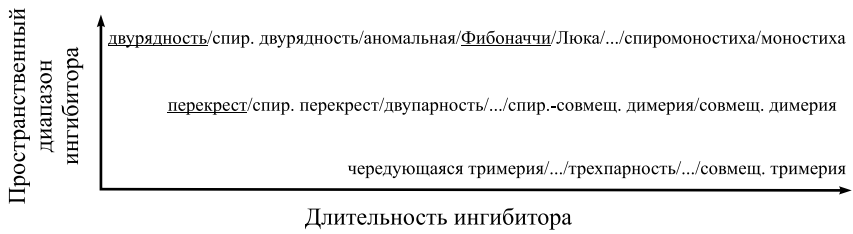


Рис. 8.6. Пересмотренная в свете объяснительной модели диаграмма Рихтера и Шраннера (рис. 8.5), идущая от чередующихся колец до совмещенных колец по двум кривым на рис. 8.2(1) через точку их пересечения, для трех значений J. Подчеркнутые паттерны соответствуют паттернам на рис. 8.5

этих авторов спиромоностиха у *Costus* и других экземпляров *Costaceae* характеризуется низкими углами расхождения, часто до $30°\ldots 50°$. В разделе 2.4 было показано, что спиромоностиха в *Costus* с $d \approx 47°$ представляет собой частный случай нормального филлотаксиса с $J = 1$ и $t = 7$. Если угол расхождения отличается в разных зонах одного экземпляра, то могут присутствовать другие последовательности целых чисел.

Например, экземпляр *Costus cuspidatus* показывает углы расхождения в диапазоне от $62°$ до $77°$ для листьев кроны (рис. 22b в [427]), то есть в диапазоне между 1/6 и 1/5. Это означает, что $t = 5$ и что третья дополнительная последовательность $\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots \rangle$ определяет эту область. Но вне области кроны угол расхождения резко меняется на устойчивое значение, равное приблизительно $137.5°$ при $t = 2$. Переход может быть интерпретирован на основе рис. 8.2(1). Это два исходных случая нормального филлотаксиса, где резкое изменение в параметрах системы произошло вследствие нестабильности, а также изменения уровня энтропии. На основе рис. 8.6 переход объясняется сокращением продолжительности ингибирующего воздействия в постоянном пространственном диапазоне.

Хирмер [338] настаивал на том, что спиромоностиха произошла от двурядности. Рис. 8.2(1) показывает, что спиромоностиха, относящаяся к нормальному филлотаксису, совершенно не связана с двурядностью, которая принадлежит аномальным системам. Кирхофф и Рутихаузер [427] отклоняют гипотезу Хирмера еще и по другим причинам. Следовательно, модель главы 6 предлагает алгоритм для анализа костального филлотаксиса.

Паттерны, которые не являются ни многопарными, ни мультимерными (например, полукольцевые, пекулярные и рассеянные) находятся или на полпути между спиральностью и кольцами (раздел 8.4.1), или являются

безнадежно иррегулярными, тератогенными выражениями ухудшающегося механизма (раздел 8.3.2). В последние годы в литературе описываются эрратический и хаотический (беспорядочный) паттерны в *Acacia conferta* (Рутихаузер [685]), в *Achlys* (Эндресс [196]), в *Ateleia* (Такер [837]) и в *Calla palustris* (Леман и Сэттлер [451]). Однако более тщательное изучение этих растений указывает на регулярные паттерны.

Паттерн *Calla*, по-видимому, подчиняется принципу мультимерии, но Леман и Сэттлер выдвинули гипотезу, что гомеозис (замена примордиев чашелистиков примордиями тычинок отличной формы) и уплотнение цветочных почек преобразовало его в иррегулярный паттерн.

Ateleia имеет цветы, у которых отсутствуют четыре из пяти лепестков. Закладка солитарного лепестка предшествует закладке тычинок. Такер [837] заявляет, что «нарушение в закладке лепестка готовит почву для дальнейших интенсивных нарушений закладки тычинок».

Achlys — единственный из 16 родов *Berberidaceae*, не имеющий околоцветника. Эндресс [196] отмечает, что в данном случае не существует колец и правильных углов расхождения, приблизительно равных 137.5° или 99°, «ожидаемых, как правило, в спиральных цветах». Апекс цветка *Achlys* производит тычинки в неупорядоченных и непостоянных позициях, тогда как в правильных соответствующих таксонах существует кольцевое расположение всех цветковых органов. По мнению Эндресса [196], лепестки управляют организованной закладкой тычинок.

По поводу взрослых побегов *Acacia conferta* Рутихаузер ([685], рис. 4) говорит, что первые листья показывают винтовой филлотаксис, но позже лиственная винтовая линия исчезает и филлотаксис «выглядит хаотическим» с небольшой тенденцией к образованию колец. Согласно Рутихаузеру, такой иррегулярно рассеянный паттерн не возникнет в результате удлинения стебля или от винтового или кольцевого филлотаксиса, который позже становится скрытым или нарушенным.

Схема *Bryophyllum tubiflorum* (см. раздел 8.3.1), начерченая Хеллендорном и Линденмайером [321], также показывает случай, который оказывается хаотическим филлотаксисом. Но, вероятно, авторы видят это по-своему. Они заявляют, что у экземпляра зафиксировано несколько видов филлотаксисных паттернов (5. . . 7) и компьютерное моделирование показывает, что эти изменения являются следствием или изменения апикального размера, или изменения скоростей производства ингибитора на апикальной поверхности, а наблюдения подтверждают последнее предположение. Проблема с *Acacia*, в частности, может иметь ту же основу (могли наблюдаться истинные и ложные хаотические паттерны).

Синдром НФ (ненормального филлотаксиса), отмеченный у *Zea*

mays [275, 276], относится к измененным паттернам закладки листьев, возникшим вследствие «тонких модификаций нормальных клеточных процессов» и «генетически обоснованных причинных факторов» (как в цветах *Arabidopsis*, Яновский [909]).

Вместо определений «ненормальный», «иррегулярный», «тератогенный», «аберрантный», «рассеянный» или «хаотический» предлагается использовать термин **нарушенный паттерн**. Когда нарушение является небольшим, механизм самовосстанавливается и ограничивает угол расхождения вблизи некоторого значения. Если же нарушение проявляется немного сильнее, как у *Zea mays* или при искусственно индуцированных изменениях (раздел 8.3.1), оно производит сдвиг к другому стандартному паттерну, при этом возможность возвращения к исходному паттерну сохраняется. Термин «нарушенный» связан с динамическим представлением, в свете которого исходный многопарный паттерн был изменен в ходе эволюции посредством более или менее известных биологических факторов, а в том, что с позиций статического подхода называют иррегулярным, аберрантным, деформированным и ненормальным паттерном, может присутствовать порядок. Хорошим примером является случай *Dipsacus* (раздел 8.6.2), показывающий «ненормальности», известные как бивеерность и тримерные узлы. Сакс [692] трактует появление иррегулярностей как редкие исключения, которые могли бы являться ранними стадиями в эволюции новых морфогенетических факторов.

Объяснительная модель дает объяснение регулярности и эволюционных переходов между кольцевыми и спиральными паттернами. Стабильность угла расхождения не указывает на какие-либо изменения в циклическом процессе формирования паттерна. Регулярные паттерны могут быть изменены посредством тысячи обстоятельств. Случайные колебания в энтропии производят истинные хаотические паттерны. Считается, что нарушенные паттерны скорее подтверждают, нежели опровергают принципы, применимые к образованию многопарных паттернов.

Глава 9
Схожесть и различие моделей

9.1. Основная морфология филлотаксисных паттернов

9.1.1. Эффективность упаковки. Замечательные числа

Главная морфологическая особенность филлотаксиса заключается в наличии спиралей (парастихи, генетические спирали). Торнли [818] использовал экспоненциальную генетическую спираль для описания центрического представления примордиев. Ридли [644] использовал параболическую спираль, введенную в филлотаксис Вогелем [853] под названием циклотронной спирали (путь, по которому движется элементарная частица, ускоренная в циклотроне, — параболическая спираль). Хернандес и Палмер [329, 330] получили соцветие подсолнуха, используя экспоненциальные и архимедовы генетические спирали. Их программа, учитывающая естественное развитие соцветий от периферии к центру (раздел 1.4.2), позволяет пользователю изменять размеры соцветия, число семян и интервал между семенами. Применяя компьютерное моделирование с углом Фибоначчи, Диксон [183] изучал специфические генетические спирали, названные им «локсодромы»: они пересекают образующие поверхностей вращения (конус, цилиндр, сфера) под постоянным углом. Диксон проводил различие между серыми и зелеными спиралями (серые спирали являются частными случаями зеленых спиралей) в зависимости от степени распространения спирали поперек поверхности вращения и получил изогональные и конхо-спирали.

Генетическая спираль, описываемая в полярных координатах как $r = a\theta^b$, называется *параболической*, когда $b = 1/2$; *золотой*, когда $b = 1/\tau$; *архимедовой*, когда $b = 1$; *гиперболической* для $b = -1$; *логарифмической* (изогональной), когда $r = ae^{b\theta}$ ($b = \operatorname{ctg}\phi$, где ϕ — постоянный угол, образуемый касательной в любой точке спирали с радиальным лучом); *экспоненциальной* с $r = a\log b\theta$. Только в случае логарифмической спирали пластохронное отношение остается неизменным.

Главное свойство спиральной природы филлотаксисных паттернов — практически постоянное присутствие золотого сечения τ, которое проявляется как природная константа (соотношение выражений в (4.7) и (4.10) равно τ). Филлотаксис, таким образом, представляет последовательность появления τ, независимо от прироста растения в размере или в длине. Рост определяет явную парастихийную пару и способствует проявлению присутствия числа τ через феномен возрастающего филлотаксиса, который получается в результате устойчивого сокращения расстояния междоузлия (возрастания), сопровождаемого увеличением в размере апикального купола по отношению к размеру примордиев.

Ниже представлены некоторые биологически правдоподобные математические допущения Бравэ в цилиндрической решетке:

1) угол расхождения d — иррациональное число;

2) перемещаясь вверх, вдоль вертикальной оси цилиндрической решетки (рис. 2.3(2)), последовательные точки, расположенные на двух бесконечных асимптотических ломаных линиях, находятся поочередно по разные стороны оси и приближаются к ней.

Коксетер [129] определил множество C предельных углов расхождения, выражающих нормальный филлотаксис (ур. (6.4), включающее τ). Множество **J** предельных углов расхождения нормального и аномального филлотаксиса (ур. (6.6), также включающее τ), полученное из модели Джана (глава 6), содержит непрерывные дроби с конечным членом $1/\tau$ (см. приложение 1, термин «непрерывная дробь»). В этих случаях чередование соседей вертикальной оси, как правило, начинается с определенной точки решетки. В некоторых подходах (например, Ридли [644], Ривье [651]) подчеркивается мысль, что филлотаксис — решение структурного вариационного принципа, дающее максимальную однородность паттернам и требующее углы расхождения, непрерывные дроби которых заканчиваются только величинами $1/\tau$, то есть единицами. Числа, непрерывные дроби которых заканчиваются таким образом, были названы **замечательными числами**. Множество замечательных чисел определяется как $N = \{(a + b\tau)/(c + d\tau)$: a, b, c, d — целые числа, $ad - bc = \pm 1$, $a < b$, $c < d\}$. Мы имеем, со строгим включением, $C \subset \mathbf{J} \subset N$.

Ридли [644, 646, 647] предложил телеономическое рассмотрение эффективности упаковки для исследования упаковки в соцветии подсолнуха, где семена располагаются в точках на генетической спирали. Предполагается, что точки (семена) имеют равную площадь и распределяются под

постоянным углом расхождения. Ридли определил эффективность упаковки как

$$\eta = \frac{\text{среднеквадратическое расстояние между ближайшими точками}}{\text{средняя площадь точки}},$$

$$\eta = \frac{A}{M},$$

где A — площадь соцветия, содержащего M семян. Чем больше η, тем однороднее распределение точек в соцветии. Ридли показал, что при постоянном угле расхождения циклотронная спираль дает более равномерное распределение точек спиральной решетки. Кроме того, когда выбранный угол расхождения соответствует углу Фибоначчи, эффективность упаковки максимизируется и $\eta \approx 0.8169$. С другими предельными углами расхождения филлотаксиса эффективность та же самая, но она достигается медленнее, чем с углом Фибоначчи.

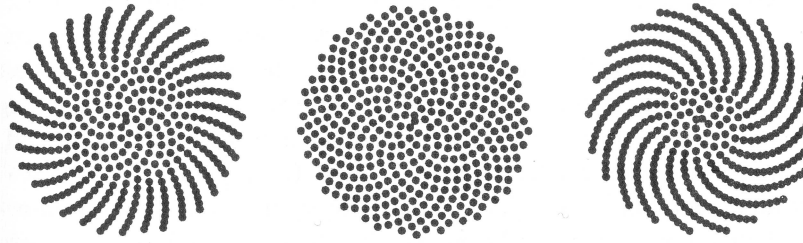


Рис. 9.1. Иллюстрация определяющей роли угла расхождения в эффективности упаковки; три паттерна отличаются только небольшим значением угла расхождения d. В (1) он равен 137.3°, в (2) равен $137.507764\ldots^\circ$ (угол Фибоначчи, соответствующий замечательному числу τ^{-2}) и в (3) равен 137.6°. Заметьте, что в случае угла Фибоначчи парастихийная пара является видимой (более одного семейства спиралей) и точки равномерно распределяются по диску. В двух других случаях η (см. текст) приближается к нулю при перемещении к периферии, хотя площадь каждой точки остается неизменной (Прусинкевич и Линденмайер [618].)

Диксон [181] показал невозможность плотной упаковки точек на диске с углами $1/\pi$, $1/e$, $1/\sqrt{5}$ и $\tau^{-2}/2$. Обобщая, можно сказать, что вне множества замечательных чисел паттерн становится сильно спиральным, потому

что в нем преобладает семейство длинных парастих (другое семейство не видно) или парастихи превращаются в радиальные лучи во внешней области круга (см. рис. 9.1). Этот рисунок показывает, что различие угла расхождения порядка 0.1° приводит к появлению маловероятных структур. Даже для рационального приближения 34/89 (угол приблизительно 137.5281°) к углу Фибоначчи (приблизительно 137.5077°; различие меньше 0.03°) вдоль циклотронной спирали мы получаем во внешней области решетки 89 лучей, где точки становятся произвольно близкими при удалении от полюса.

В случае иррациональных не замечательных углов расхождения, например $\sqrt{2}-1$ (соответствует углу приблизительно 149.11°) и циклотронной спирали, мы можем определить 29 спиралей в центре и 70 на периферии, но во всех случаях не наблюдается никакого семейства встречных спиралей и точки никогда не приближаются друг к другу произвольно близко. Рассматривая отдельно области, которые лежат в пределах и вне данного расстояния p от полюса, Ридли показал, что во внешней области наибольшая эффективность упаковки достигается при угле Фибоначчи с η, достигающим 0.8944 при $p \to \infty$ (то же самое для другого замечательного числа, но медленнее). Для других (не замечательных) чисел предельная эффективность при больших p в лучшем случае равна 0.707. Во внутренней области соцветия и при меньшем числе примордиев существует, однако, более эффективное заполнение, чем с углом Фибоначчи или замечательными числами.

Множество N замечательных чисел — именно то, которое получили Марзек и Каппрафф [515], хотя и несколько иным способом. Речь идет об определенном ими множестве ϕ_G углов расхождения, при которых, как оказалось, листья вокруг стебля растения распределяются более однородно, чем возможно получить на основе соседних углов. Иначе говоря, авторы продемонстрировали, что угол Фибоначчи распределяет точки на круге более однородно, чем любой другой угол. Итак, если a — иррациональное число и $[a]$ — его дробная часть, то n точек $[a], [2a], [3a], \ldots, [na]$ разбивают отрезок [0, 1] на $n+1$ частей. Следующая точка $[(n+1)a]$ всегда попадает в один из наибольших отрезков, разбивая его на два. Случается, что два отрезка имеют сильно отличающиеся длины, так что один оказывается вдвое или более чем вдвое длиннее другого, и тогда мы говорим, что точка вызывает «плохое разбиение».

Отсюда вытекает соответствующий принцип экономии: не должно появляться никакое «плохое разбиение». Кнут [429] доказал теорему о том, что единственная величина, удовлетворяющая принципу экономии — это угол Фибоначчи. Для всех чисел a, кроме $1/\tau$ и $1/\tau^2$ (которые являются эквивалентными: их сумма равна 1), возникают неоднородные, то есть «пло-

хие», разбиения. Угол Фибоначчи делит наибольший отрезок по принципу золотого сечения, и этот механизм дает самое однородное распределение точек n в [0, 1]. Марзек и Каппрафф [515] показали, что замечательные числа, непрерывные дроби которых заканчиваются числом $1/\tau$ (начиная с определенного члена, не существует промежуточной подходящей дроби; см. «непрерывная дробь» в глоссарии), в конечном счете приводят к наиболее однородному распределению. Подобное однородное распределение выражает математическую версию ботанического принципа экономии, по которому все листья должны иметь равный доступ к солнечному свету и не должны затеняться новыми.

9.1.2. Самоподобие

Структуры, образуемые числами, не принадлежащими множеству замечательных чисел, не являются самоподобными. Вслед за Оччелли [571] и Ривье [650], Ротэн и Кох [673] ясно проиллюстрировали значение и роль самоподобия в филлотаксисных паттернах. Они показали, что когда величина возрастания r в цилиндрической решетке изменяется (угол расхождения постоянный), форма многоугольника Вороного (области Дирихле, или ячейки Вигнера – Зейтца) не изменяется только в том случае, когда расхождение d — замечательное число.

Итак, что собой представляет многоугольник Вороного? Если выбрать точку p цилиндрической решетки, такой многоугольник образуется соединением всех точек плоскости, расположенных ближе к p, чем к любой другой точке решетки (см. рис. 9.2). Многоугольник Вороного — элементарная ячейка структуры. Замечательные числа определяют неизменность формы (или самоподобие) многоугольников Вороного, построенных вокруг точек решетки, как показано на рис. 9.3(1). Если угол расхождения выражен другим (не замечательным) числом, форма многоугольника изменяется при изменении r, как показано на рис. 9.3(2). Не замечательные углы расхождения производят структуры, не являющиеся самоподобными (Ривье [654]). Это особенно заметно, когда расхождение — рациональное число, как показано на рис. 9.3(3).

Особенно важно, что многоугольник Вороного остается подобным самому себе, когда рассматривают естественные непрерывные переходы, наблюдаемые в маргаритках или подсолнухах, показывающих систему (m, n) в центре, $(m, m + n)$ в средней части и $(2m + n, m + n)$ — во внешней части соцветия, соответствующие изменениям r (возрастающий филлотаксис). В таких соцветиях обнаруживаются круговые линии дефектов (см. рис. 9.4). Эти линии дефектов можно определить также на рис. 1.2 и 1.4.

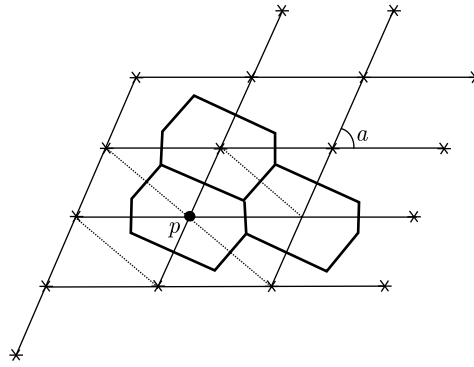


Рис. 9.2. видимая встречная парастихийная пара в регулярной цилиндрической решетке определяет набор конгруэнтных параллелограммов, полностью, без перекрывания, заполняющих пространство. Каждая точка решетки, подобно точке p, принадлежит шести треугольникам, так что шесть сторон встречаются в точке p. Восстановление перпендикуляров в серединах этих сторон определяет многоугольник Вороного, по форме сходный с чешуйкой ананаса. На схеме изображены три семейства парастих, определяемых контактными чешуйками. Если параллелограмм имеет форму прямоугольника, то многоугольник Вороного становится прямоугольником вместо шестиугольника. Три шестиугольника встречаются в тройных точках. Множество шестиугольников заполняет плоскость без перекрывания

Принцип самоподобия означает, что для производства как маленьких, так и больших соцветий необходимо знать только один алгоритм, то есть только одну программу возрастания их филлотаксиса.

Золотое сечение τ выражает симметрические пропорции, вовлеченные в образование филлотаксисных паттернов. Следовательно, задача образования паттерна состоит в изобретении принципов, которые направят системы по путям, определяемым золотым сечением, как это делает, например, принцип минимальности в модели Адлера. Почему же природа предпочитает самоподобные структуры и эффективную упаковку? Ответ на этот вопрос требует более глубокого исследования причин. Он возвращает нас назад к примитивным наземным растениям и к принципу эволюционной непрерывности Лайелла, согласно которому большая часть клеточной организации является очень древней и общей для всех организмов, а также к принципам оптимальной конструкции (глава 6). Но сейчас мы не будем останавливаться на поиске этих причинных связей. Вместо того, чтобы

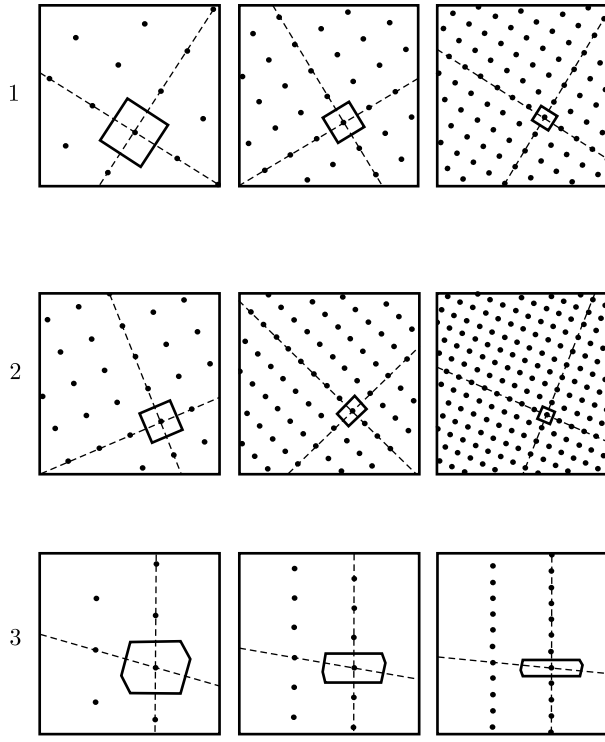


Рис. 9.3. Три цилиндрические решетки, отличающиеся только значением углов расхождения. (1) Решетка, построенная с замечательным числом $d = \tau^{-1}$; уменьшение возрастания r изменяет не форму многоугольника Вороного, а только его размер и ориентацию, когда система возрастает от филлотаксиса (2, 3) к (5, 3) и далее к (5, 8). (2) Решетка, построенная с расхождением $d = \sqrt{2} - 1$, непрерывная дробь которого заканчивается только двойками. На втором шаге многоугольник — уже не квадрат, как в других двух случаях. Система возрастает от филлотаксиса (2, 5) к (7, 5) и далее к (12, 5). (3) Многоугольники Вороного в решетке точек с $d = 1/3$ (Ротен и Кох [673].)

пытаться понять, почему τ играет ключевую роль в феноменологии, будем считать доказанной важность τ в морфогенезе спиральных паттернов. Условие минимальности и τ-модель являются алгоритмом, который, на первый взгляд, не имеет прямого отношения к морфогенезу, однако позволит нам

упорядочивать множество N замечательных чисел. Это условие включает в себя общее понятие ритма. Если этот ритм установлен в пластохроне m (когда существует m примордиев), то элемент из N выбирается согласно условию минимальности, что максимизирует эффективность упаковки примордиев для данного значения m.

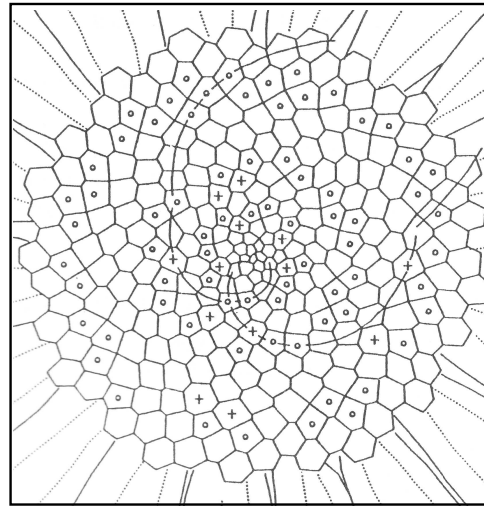


Рис. 9.4. Картина цветка маргаритки, полученная путем построения многоугольников Вороного (цветочков) вокруг точек на генетической спирали. Видны две закругленные линии дефектов. Линии образованы пятиугольными и семиугольными цветочками, отмеченными, соответственно, кружка́ми и крестиками. Благодаря им возможен переход от филлотаксиса (13, 21) в центральной области соцветия к филлотаксису (34, 21) во внешней его части. На рисунке показано направление различных семейств парастих (Ротен и Кох [673], первоначально получено Оччелли [571].)

9.2. Построение τ-модели

9.2.1. Расстояния на филлотаксисной аллометрической линии

Положение 1. *При заданном* γ (см. ур. (4.13)) *на каждой прямой линии с наклоном* -2 *на двойной логарифмической сетке* (4.11) *расстояние между последовательными точками* (r_1, a), (r_2, b), $(r_3, a+b)$, $(r_4, 2b+a)$,

$(r_5, 3b + 2a), \ldots$, *где* r_i *— возрастания, быстро устанавливается вблизи значения* $\log(\tau^{\sqrt{5}}) \approx 0.46731$.

Это означает, что на прямой линии с наклоном -2, при любом заданном γ, если система испытывает возрастающий филлотаксис по данной последовательности типа Фибоначчи, на каждом шаге происходит скачок по линии на величину, приблизительно равную $\sqrt{5}\log\tau$. (В приложении 9 этот скачок называется гиперболическим поворотом.)

Пример 1: Для последовательности $\langle 3, 4, 7, 11, 18, 29, \ldots\rangle$ и заданного γ для встречных пар расстояние между точками $(r_1, (4, 7))$ и $(r_2, (11, 7))$ на двойной логарифмической сетке определяется как $\sqrt{5}\log(18/11) \approx$ ≈ 0.47825.

Пример 2: При переходе от ортогональной явной пары (5, 3) к ортогональной явной паре (5, 8) происходит скачок $\sqrt{5}(13/8) \approx 0.47148$, на линии $r = 1.8944(m + n)^{-2}$.

Положение 2. *Для данного целого числа* m *значение* $n < m$*, для которого расстояние между* (r_m, m) *и* (r_n, n) *при любом заданном* γ *является ближайшим к* $\sqrt{5}\log\tau$*, определяется как* $n = (m\tau^{-1})$*, причем* $n < m \leqslant 2n$*. Круглые скобки означают ближайшее к* $m\tau^{-1}$ *целое число.*

Положение 3. *Если для целого числа* m*, угла* γ *и точки* $n = k_1$ *расстояние* $\sqrt{5}\log(m/k_1\tau)$ *имеет значение, ближайшее к* 0*, то для целого числа* $m + n$ *и того же самого* γ *функция* $\sqrt{5}\log[(m + n)/k_2\tau]$ *имеет значение, ближайшее к* 0 *при* $k_2 = m$*.*

9.2.2. Принципы минимальности

Критерий минимальности. Говорят, что для данного m и любого γ точка $n < m$ удовлетворяет критерию минимальности, если при $k < m$ функция $\sqrt{5}\log(m/k\tau)$ имеет значение, ближайшее к 0 для $k = n$. Тогда значение $M(m) = \sqrt{5}\log(m/n\tau)$ называют минимумом функции. Точка n единственная.

Согласно положению 3, если n удовлетворяет критерию минимальности для m, то m удовлетворяет критерию минимальности для $m+n$, а $m+n$ удовлетворяет критерию минимальности для $2m + n$, и т. д.

Положение 4. *При заданном члене* m *последовательности типа Фибоначчи* $\langle a, b, a+b, 2b+a, \ldots\rangle$*, если критерий минимальности удовлетворяется для смежного члена* $n < m$ *той же последовательности, то число* q*,*

меньшее p и смежное с ним в последовательности, удовлетворяет критерию минимальности для любой точки $p > m$. Последовательные минимумы $M(F_{k+1}b + F_k a)$ имеют поочередно положительные и отрицательные знаки и убывают в абсолютном значении до 0.

Условие минимальности. Для пластохрона m, в котором существует m примордиев, условие минимальности гласит: природа требует, чтобы примордии образовали такую видимую встречную парастихийную пару $(m - n, n)$, чтобы n удовлетворяло критерию минимальности.

Известно (приложение 4), что оба продолжения $(a, a + b)$ и $(a + b, b)$ видимой встречной пары (a, b) суть видимые пары, и что одна из них встречная. Учитывая, что последовательные минимумы в положении 4 уменьшаются к нулю при чередовании в знаках, последовательные чередующиеся продолжения явной пары $(m - n, n)$, то есть (m, n), $(m, m + n)$, $(2m + n, m + n), \ldots$ — видимые и встречные. Это означает, что если система начинает подчиняться условию минимальности в пластохроне m, то она вступает в цикл впервые, производя явные пары по последовательности типа Фибоначчи $\langle m - n, n, m, m + n, \ldots\rangle$.

9.3. Упорядочение замечательных чисел

Для каждого m условию минимальности удовлетворяет единственное значение n. В таблицу 9.1 сведены последовательности, полученные из положения 4 для разных значений m. Глава 2 дает углы расхождения, соответствующие этим последовательностям. Порядок замечательных чисел, соответствующих углам (нужно разделить эти величины на 360, чтобы получить приближения этих чисел), включает в себя цифры, отличные от цифр в начале непрерывной дроби этих чисел. Например, непрерывная дробь, соответствующая последовательности $\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots\rangle$ записывается как $[0; 4, 1, 1, 1, \ldots]$. И до появления $1/\tau$ в непрерывной дроби этого угла, то есть до начала ритма, эта последовательность не удовлетворяет условию минимальности.

Рассмотрим значение $m = 9$ в последовательности $\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots\rangle$. Для последовательных чисел, больших 9, условие минимальности удовлетворяется элементами этой последовательности, но для первых четырех чисел — нет. Действительно, для $m = 9$ условие минимальности дает $n = 6$, для $m = 5$ условие удовлетворяется при $n = 3$, а для $m = 4$ оно удовлетворяется при $n = 3$ (последовательности, получаемые в этом случае, можно найти в таблице 9.1). Это объясняет, почему числа последовательности 1, 4 и 5 в строке таблицы 9.1 с $m = 14$ заключены в круглые скобки.

Конечно, эти круглые скобки не означают, что алгоритмом исключаются видимые встречные парастихийные пары (1, 4) и (5, 4). Когда последовательность $\langle 1, 4, 5, 9, 14 \ldots \rangle$ появляется на растении в любом пластохроне m, например $m = 14$, тогда все последовательные чередующиеся продолжения пары (5, 9), а также ее свертки (то есть (1, 4) и (5, 4)), являются видимыми встречными.

9.4. τ-модель и объяснительная модель

Если $m = P_r$, то τ-модель и объяснительная модель дают одинаковое значение n, те же самые последовательности и тот же угол расхождения для $m = 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 17, 19, 22, \ldots$ (см. отмеченные звездочками пункты в таблице 9.1). Среди этих углов расхождения находятся известные значения 137.5°, 99.5°, 78°, 68.75° и 151.1°, соответствующие подавляющему большинству типов спирального филлотаксиса (более 98%, согласно таблице 7.12). Кроме того, до $m = 26$ обе модели дают одинаковые значения углов, но расположенные в несколько отличном порядке. Когда $P_r = 4$, условие минимальной энтропии не дает никакого значения n, исходя из того, что на первых двух уровнях филлотаксисной иерархии невозможно иметь 4 узла, если первый уровень должен иметь один двойной узел.

В результате собственных наблюдений Райт определил ([904], с. 399), что «каждый лист цикла, таким образом, закладывается поверх пространства между старшими листьями, ближайшими в направлении к нему, и размещается вблизи середины и никогда вне средней трети этого пространства (или далее одной шестой расстояния от центра этого пространства), пока цикл не завершен». Это означает, что угол расхождения d, как правило, находится в интервале $1/3 < d < 1/2$, то есть между 120° и 180°. Этот случай рассматривается далее в положении 5. В положении 6 рассмотрен случай с $1/4 < d < 1/3$, то есть интервалом [90°, 120°], включающим в себя хорошо известный угол расхождения 99.5°.

Положение 5. *Если $1/3 < d < 1/2$, то при соблюдении условия минимальности τ-модели достаточным условием для появления паттерна Фибоначчи является $m < 12$* (в объяснительной модели паттерн появляется, когда $P_r < 19$; см. положение 7*а* главы 6).

Положение 6. *Если $1/4 < d < 1/3$, то при соблюдении условия минимальности τ-модели достаточным условием для образования паттерна, управляемого последовательностью $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$, оказывается $m < 27$*

Таблица 9.1. Значения n, удовлетворяющие критерию минимальности для заданных значений $m > n$ и постоянного угла γ

m	n	Видимая встречная пара $(n, m-n)$	Расхождение	Последовательность
3^{*+}	2	(2, 1)	137.51°	$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
4	3	(3, 1)	99.5°	$\langle (1), 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$
5^{*+}	3	(3, 2)	137.51°	$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
6^{*}	4	2(2, 1)	68.75°	$2\langle (1), 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
7^{*+}	4	(4, 3)	99.5°	$\langle (1), 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$
8^{*}	5	(5, 3)	137.51°	$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
9^{*}	6	3(2, 1)	45.84°	$3\langle (1), 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
10^{*}	6	2(3, 2)	68.75°	$2\langle (1), 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
11^{*+}	7	(7, 4)	99.5°	$\langle (1), 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$
12	7	(7, 5)	151.1°	$\langle (2, 5), 7, 12, 19, \ldots \rangle$
13^{*}	8	(8, 5)	137.51°	$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
14^{*+}	9	(9, 5)	77.96°	$\langle (1, 4, 5), 9, 14, \ldots \rangle$
15	9	3(3, 2)	45.84°	$3\langle (1), 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
16^{*}	10	2(5, 3)	68.75°	$2\langle (1), 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
17^{*+}	11	(11, 6)	64.08°	$\langle (1, 5, 6), 11, 17, \ldots \rangle$
18	11	(11, 7)	99.5°	$\langle (1), 3, 4, 7, 11, \ldots \rangle$
19^{*+}	12	(12, 7)	151.1°	$\langle (2, 5), 7, 12, 19, \ldots \rangle$
20	12	4(3, 2)	34.38°	$4\langle (1, 2), 3, 5, 8, \ldots \rangle$
21	13	(13, 8)	137.51°	$\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
22^{*}	14	2(7, 4)	49.75°	$2\langle (1, 3, 4), 7, 11, \ldots \rangle$
23	14	(14, 9)	77.96°	$\langle (1, 4, 5), 9, 14, \ldots \rangle$
24	15	3(5, 3)	45.84°	$3\langle (1), 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
25	15	5(3, 2)	27.5°	$5\langle (1, 2), 3, 5, 8, \ldots \rangle$
26	16	2(8, 5)	68.75°	$2\langle (1), 2, 3, 5, 8, \ldots \rangle$
27	17	(17, 10)	106°	$\langle (3, 7, 10), 17, 27, \ldots \rangle$

Примечание: звездочка (*) в таблице 9.1 соответствует значению m, для которого τ-модель и объяснительная модель (глава 6) дают одинаковое значение n (раздел 9.4). Последующие знаки плюс ($^{+}$) соответствуют упорядоченным значениям m, для которых углы расхождения, полученные от этих двух моделей, являются последовательными углами расхождения в энтропийной модели Марзека (раздел 9.5).

Таблица 9.2. Значения $n < m = P_r$, удовлетворяющие условию минимальной энтропии для данных значений m и постоянного γ; углы расхождения и целочисленные последовательности, соответствующие паре (n, m)

m	n	Видимая встречная пара $(m-n, n)$	Расхождение	Последовательность
4	—	—	—	—
12	8	4(2,1)	34.38°	$4\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$
15	10	5(2,1)	27.5°	$5\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$
18	12	6(2,1)	22.9°	$6\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$
20	13	(13,7)	54.4°	$\langle 1, 6, 7, 13, 20, \ldots\rangle$
21	14	7(2,1)	19.64°	$7\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$
23	15	(15,8)	47.25°	$\langle 1, 7, 8, 15, 23, \ldots\rangle$
24	16	8(2,1)	17.19°	$8\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$
25	16	(16,9)	158.1°	$\langle 2, 7, 9, 16, 25, \ldots\rangle$
26	17	(17,9)	41.77°	$\langle 1, 8, 9, 17, 26, \ldots\rangle$
27	18	9(2,1)	15.28°	$9\langle 1, 2, 3, 5, 8, \ldots\rangle$

Примечание: Таблица приводит только значения m, для которых значения n отличаются от значений τ-модели, сведенных в таблицу 9.1.

(в объяснительной модели такой паттерн всегда появляется при любом значении P_r; см. положение 7*б* главы 6).

Рассматривая таблицы 9.1 и 9.2, легко заметить, что положения 5 и 6 верны. Последовательности в таблице 9.2 практически не наблюдаются в природе (таблица 7.12), так что различия данных модели минимальной энтропии и τ-модели очень редки, что связано с порядком очередности паттернов. В τ-модели этот порядок составляется с учетом важности параметра τ в феноменологии. В модели минимальной энтропии порядок составляется на основании допущения, что филлотаксисные системы представляют собой иерархии с простыми и двойными узлами, имеющими ритм, то есть повторные циклы, завершающиеся при различных значениях пластохрона P_r.

Обе модели, рассмотренные в данном разделе, дают общие типы паттернов, но начиная с $m = 27$ типы производимых паттернов различны. Например, последовательность $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \rangle$ не появляется в модели минимальной энтропии, но появляется в τ-модели. Паттерны, прогнозируемые разными моделями, обсуждаются в разделах 9.5.3 и 9.7. Идея сравнения моделей состоит не в том, чтобы показать, которая из моделей лучше, а в том, чтобы выявить сходство результатов при различии подходов.

9.5. Энтропийная модель Марзека и диффузионная модель Торнли

9.5.1. Филлотаксис как рассеивающая структура

Марзек [514] в своем исследовании использует разработанную Торнли [817] одномерную модель, в которой возрастание r не учитывается. В этой модели листья на стебле абстрактно рассматриваются как точки на круге, и каждая точка действует как морфогенный источник. Филлотаксис уподобляется рассеивающей структуре, то есть неравновесной системе, поддерживаемой потоком вещества и энергии через ее границы посредством образования (негэнтропия), а также диффузии и распада (энтропия) морфогена согласно дифференциальному уравнению реакции диффузии с частными производными. Сущность морфогена не определяется (его идентификация представляет главную проблему диффузионных подходов к филлотаксису).

Модель Торнли является динамической и располагает новый листовой примордий в позиции абсолютного минимума поля концентрации (установленного существующими примордиями), друг за другом, пока не будет достигнуто постоянное расхождение $\Delta\mu$. Сила каждого примордия как морфогенного источника уменьшается на коэффициент $\beta < 1$ после каждого пластохрона. Исходя из этого условия, Торнли пытался воспроизвести это постоянное расхождение, используя понятие нарушения и задав постоянный угол расхождения приблизительно для 100 примордиев. Он определил диапазоны углов (78°–85°, 97°–101°, 105°–110°, 132°–134°, 136°–143° и 146°–180°), включающие некоторые из наблюдаемых углов расхождения. Он установил, что при $\beta > 1/2$ возможен только угол τ^{-2}, то есть угол, к которому приближаются значения β, близкие к 1.

Методика Марзека является прежде всего статической. Она устанавливает множество замечательных чисел N (числа, непрерывные дроби которых не имеют промежуточных подходящих дробей после конечного числа членов). Такие числа производят однородное размещение листьев. Любой угол из множества обладает чисто геометрическим свойством минимизации (Марзек и Каппрафф [515], теорема 9, с. 216), на основании которого производится более равномерное распределение точек (листовых примордиев) на круге, где каждый лист располагается таким образом, чтобы все листья имели максимальное пространство (нет «плохих разбиений»; см. конец раздела 9.1.1). Затем результаты принципа минимизации применяются непосредственно к минимизации функции статической концентрации. Марзек

использует функцию информационной энтропии, определяемую формулой

$$S = -2\pi\langle C\rangle \int_0^{2\pi} p(\mu)\ln p(\mu)d\mu,$$

где $\langle C\rangle$ — средняя концентрация, а $p(\mu)$ — поле концентрации морфогена, устанавливаемое листовыми примордиями в зависимости от постоянного расхождения $\Delta\mu$. Энтропия распределения морфогена, как полагают, определяет интервалы между листьями. В функции $\Delta\mu$ величина S образует максимум, и скорости производства энтропии минимальны при $\Delta\mu$, которое асимптотически приближается к одному из членов N при β, стремящемся к единице.

9.5.2. Соотношения между двумя энтропийными моделями филлотаксиса

«В приблизительном порядке их появления при возрастании β наиболее известные элементы N — 137.5°, 99.5°, 78.0°, 64.1°, 151.1°, 54.4°, 158.1° и 106.4°» (Марзек [514]). Это соответствует данным τ-модели и объяснительной модели при $J = 1$ (однопарность). Углы, последовательно получаемые в модели Марзека, соответствуют возрастающим значениям P_r, равным 3 и 5 (главная последовательность, 137.5°), 7 и 11 (первая дополнительная последовательность, 99.5°), 14 (вторая дополнительная последовательность, 78°), 17 (третья дополнительная последовательность, 64.1°), 19 (первая побочная последовательность, 151.1°), 20 (четвертая дополнительная последовательность, 54.4°), 25 (вторая побочная последовательность, 158.1°) по условию минимальной энтропии (см. таблицы 9.1 и 9.2) и значению $m = 27$ (106.4°) по условию минимальности τ-модели. Угол 106.4° не соответствует ни одному углу из полученных в объяснительной модели. Три модели показывают идентичный порядок появления значений 3, 5, 7, 11, 14, 17 и 19 (значения, отмеченные знаком плюс в таблице 9.1), соответствующих наблюдаемым основным углам расхождения.

В модели Джана (глава 6) учитывались как динамический, так и статические подходы. Было показано, что отысканию подходящего уравнения (6.2) предшествовал анализ уравнения (6.1), не включающего понятие ритма и соответствующего динамическому подходу. К сожалению, из уравнения (6.1) (с ритмом $w = 2$) можно получить только паттерн, определяемый последовательностью Фибоначчи, как в модели Торнли для $\beta > 1/2$. Аналогично, для малых значений β единственное решение динамической задачи в модели Марзека есть τ^{-2}. В чем причина происходящего? Марзек предпо-

лагает, что такая устойчивость τ^{-2} лежит в основе господства этого числа в царстве растений.

9.5.3. Порядок очередности в филлотаксисных системах

Последовательные значения для расхождения, получаемые из τ-модели, модели Марзека и объяснительной модели, сведены в таблицу 9.3. Учитывая фактическое состояние результатов, сравнение может проводиться только для однопарных паттернов $(J = 1)$. Кроме этих моделей, таблица включает еще одну, предлагающую порядок очередности филлотаксисных паттернов. Это модель Сюйдуна, Бурсилла и Цзюйлиня [907] для равных дисков на параболической спиральной решетке для нормального филлотаксиса с $J = 1$ и постоянным углом расхождения. Скажем несколько слов об этой модели.

Общие площади, покрываемые агрегатами с одинаковым числом (100) и одинаковыми размерами дисков, исследовались как функции угла расхождения d. Для каждого d в диапазоне (0, 180) был определен максимальный радиус каждого агрегата. При этом было замечено возникновение максимумов, характеризующих упаковки с наименьшей плотностью (например, $d = 120$ дает абсолютный максимум). Порядок очередности для структур с возрастающей плотностью упаковки, очевидно, определяется рядом убывающих минимумов на графике, построенном для углов 137.51° (абсолютный минимум), 99.5°, 77.96°, 64.08°, 84.0°, 54.40°, 131.5°, 140.3° и 110.0°, соответственно. Набранные петитом значения соответствуют дробным значениям t в последовательности нормального филлотаксиса (последовательность (6.3)); при построении схемы эти значения не давали исчисляемые числа видимых спиралей. Очевидно, полученный ряд углов должен продолжаться значением 151.1° (аномальный филлотаксис). Если число дисков увеличивается от 100 до 500 или если окружности увеличиваются согласно правилу роста, порядок очередности остается тем же самым.

Важно, что каждая модель успешно прогнозирует порядок очередности появления преобладающих спиральных паттернов, наблюдаемых у экземпляров растений. Другими словами, эти четыре модели, построенные на базе отличающихся предположений, прогнозируют приблизительно одинаковую очередность. Это указывает на очень простой механизм, общий для этих моделей. За разнообразием предположений скрывается общая простая структура (например, примордиальная иерархия Фибоначчи) и общий принцип минимизации (принцип оптимальной конструкции). Интересно обратить внимание на то, что τ-модель отдает предпочтение первой побочной последовательности (151°) по отношению ко второй дополнительной по-

следовательности (78°). Данные главы 7 не позволяют нам сделать определенное заключение относительно естественного порядка очередности для этих двух последовательностей.

Таблица 9.3. Порядок очередности углов расхождения (в градусах), полученный из различных моделей

Модель	Углы расхождения
Марзека	137.5, 99.5, 78, 64.1, 151, 54.4, 158, 106
Объяснит.	137.5, 99.5, 78, 64.1, 151, 54.4, 47.3, 158
Сюйдуна	137.5, 99.5, 78, 64.1, 84, 54.4, 131.5
τ-модель	137.5, 99.5, 151, 78, 64.1, 106

9.6. Модель контактного давления Адлера

9.6.1. Максиминный принцип и его следствия

Адлер [2, 4] разработал модель в цилиндрической решетке, основанную на представлении о взаимных давлениях примордиев, то есть на допущении, что система растет до тех пор, пока примордии не начинают испытывать контактное давление. Тогда во время роста центры примордиев смещаются, чтобы максимизировать минимальное расстояние между этими примордиями. Точнее говоря, максиминный принцип Адлера предполагает, что возрастание r уменьшается по мере того, как пластохрон P увеличивается, и этот принцип гласит: если контактное давление возникает в $P = P_c$, то для $P \geqslant P_c$ и для возрастания $r(P)$ величина d имеет такое однозначно определяемое значение, при котором расстояние $d(0, n)$ (функция d) от листа 0 до его ближайшего соседа n становится максимальным. При отсутствии контактного давления $d(P)$ и $r(P)$ не зависят друг от друга, но в $P = P_c$, для данного r, $d = d(r(P))$.

Модель контактного давления определяет частные условия появления систем (1, 2), (2, 3), (3, 5), (2, 5) и (7, 5), а также общие формальные условия, при которых система следует по пути контактного давления. Тогда возникает возрастающий филлотаксис, (m, n) замещается парой $(m, m + n)$, где $m > n$. Когда $r \geqslant \sqrt{3}/38$ (произвольный P) или когда $P < 5$ (произвольный r), $\max d(0, n)$ является единственным максимумом, при котором может образоваться филлотаксис (2, 1) или (3, 2). Главное следствие из модели Адлера гласит: если d находится между 1/3 и 1/2, то достаточное условие

появления филлотаксиса Фибоначчи заключается в том, что либо $P_c < 5$, либо $r(P_c) \geqslant \sqrt{5}/38 \approx 0.0456$. Это означает, что при d, находящемся между 1/3 и 1/2, обязательно возникнет филлотаксис Фибоначчи, если контактное давление начнется до того, как при существующих пяти листьях (0, 1, 2, 3, 4) появится лист 5. Сравните с положением 6 (глава 6), в котором не требуется, чтобы d находилось между 1/3 и 1/2.

В модели Адлера мы получаем филлотаксис (2, 1), если r находится в интервале $[\sqrt{3}/14, \sqrt{3}/6] \approx [0.1237, 0.2888]$, и филлотаксис (3, 2), если r принадлежит интервалу [0.0456, 0.1237]. Для $P = 5$ и $r < \sqrt{3}/38$ функция $d(0, n)$ имеет два максимума, в которых филлотаксис может быть либо (5, 3), либо (5, 2), и, следовательно, возможно появление филлотаксиса, выражаемого последовательностью $\langle 2, 5, 7, 12, \ldots \rangle$. При $P > 5$ и $r < \sqrt{3}/38$ данная функция имеет два или более максимумов и возможно образование многих типов филлотаксиса.

Эту модель нельзя использовать для объяснения начального расположения примордиев, и она предполагает спиральное расположение. Модель объясняет возрастающий филлотаксис в общих терминах, доказывая, что в системе будет проявляться филлотаксис, возрастающий по последовательности $\langle a, b, a+b, 2b+a, 3b+2a, \ldots \rangle$, если в P_c система выражается любыми двумя соседними членами этой последовательности и если контактное давление сохраняется. Таким образом мы можем получить путь нормального филлотаксиса, выражаемого последовательностью нормального филлотаксиса, и путь другого типа филлотаксиса, выражаемого последовательностью $\langle t, 2t+1, 3t+1, 5t+2, \ldots \rangle$, которая совпадает с последовательностью аномального филлотаксиса (последовательность (6.5)) при $t = 2$.

9.6.2. Сравнение максиминного принципа Адлера с условием минимальности τ-модели

Согласно τ-модели, в том случае, когда явная пара пересекается ортогонально и угол расхождения лежит в интервале [1/3, 1/2], в системе при $m < 6$ (когда пять примордиев существуют; положение 5) обязательно появляется филлотаксис Фибоначчи, для которого $r \geqslant 1.8944/(2+3)^2 \approx 0.0758$. Это значение (полученное из аллометрического уравнения (4.15)) мало отличается от среднего арифметического конечных точек интервала, определенного выше для паттерна (2, 3) в модели Адлера, то есть $(0.0456 + 0.1237)/2 \approx 0.0844$. При тех же условиях получается филлотаксис (1, 2), если $r \geqslant 1.8944/(1+2)^2 \approx 0.2105$ — значение, приблизительно равное среднему арифметическому конечных точек интервала для паттерна (1, 2) в модели Адлера, то есть $(0.1237 + 0.2888)/2 \approx 0.206$.

Адлер [4] приводит набор условий, при которых система (2, 5) может измениться на (7, 5) посредством контактного давления. Одно из этих условий требует, чтобы r находилось в интервале $[\sqrt{3}/78, \sqrt{7}/84] \approx \approx [0.0222, 0.0315]$. В данном интервале встречная парастихийная пара (2, 5) имеет угол пересечения $\gamma > 90^\circ$ (для $\gamma = 90^\circ$ в системе (2, 5), согласно уравнению (4.15), $r \approx 0.0386 > 0.0315$), и система (2, 5) замещается системой (7, 5) при $r = \sqrt{3}/78$. Эта последняя система замещается системой (7, 12) при значении $r = \sqrt{3}/218 \approx 0.0079$. Из этого следует, что в модели Адлера система (7, 5) ортогональна при $r \approx (0.0079 + + 0.0222)/2 \approx 0.0151$. В τ-модели при $m = 12$ возникает система (7, 5), и она ортогональна при $r \approx 0.0132$ — значении, близком к 0.0151. Вышеупомянутое значение $r = 0.0222$ соответствует углу пересечения γ явной пары (7, 5), равному приблизительно 63° (из (4.11)). Я также получил угол 63° при анализе компьютерного моделирования Митчисона (раздел 5.2.1). Этот угол соответствует точке, в которой система (m, n) замещается системой $(m + n, m)$.

Между двумя моделями можно провести и другую интересную параллель. В τ-модели, для данного m, маленький интервал значений для $r \approx r_m/m$ находится из уравнения (4.11), дающего $r_m = p(\gamma)/m^2$ для заданного γ. Значение n также определяется по условию минимальности, согласно которому пара $(m - n, n)$ является явной, а интервал значений для угла расхождения d находится, например, по алгоритму свертки (гл. 2). В (d, r)-фазном пространстве *τ-модель определяет точку (d, r) в маленьком прямоугольнике*. Поскольку условие минимальности сохраняется, филлотаксис системы возрастает, и прямоугольник сжимается и перемещается к точке $(d, 0)$, где d — предельный угол расхождения, соответствующий последовательности $\langle m - n, n, m, m + n, 2m + n, \ldots\rangle$. Модель контактного давления позволяет найти явную пару $(m - n, n)$, для которой $d(0, m - n) = d(0, n)$; следовательно, *модель Адлера определяет точку (d, r) на дуге окружности в прямоугольнике*, упомянутом выше. Если контактное давление сохраняется, точка (d, r) движется по последовательности дуг окружностей, филлотаксис возрастает, а r уменьшается до нуля на пути контактного давления.

9.7. Априорные спиральные паттерны Фуджиты

Согласно Фуджите [233], типы спиральных паттернов, которые могут возникать в природе, априорно выражаются последовательностями

$$J\langle 1, t, t + 1, 2t + 1, 3t + 2, \ldots\rangle, \quad t \geqslant 1, \quad J \geqslant 1, \tag{1}$$

с углом расхождения $(J(t+\tau^{-1}))^{-1}$;

$$J\langle p, pa+1, (1+a)p+1, (1+2a)p+2, \ldots\rangle, \tag{2}$$

$$a \geqslant 2, \quad p \geqslant 2 \quad J \geqslant 1,$$

с углом расхождения $(J(p+(a+\tau^{-1})^{-1}))^{-1}$;

$$J\langle p, ap-1, (1+a)p-1, (1+2a)p-2, \ldots\rangle, \tag{3}$$

$$p \geqslant 3, \quad a \geqslant 3 \quad J \geqslant 2,$$

с углом расхождения $(J[(p-1)+[(a-1)+\tau^{-1}](a+\tau^{-1})^{-1}])^{-1}$.

Первая из последовательностей Фуджиты — уже известная последовательность (6.3) нормального филлотаксиса, производимая объяснительной моделью. Во второй последовательности Фуджиты наблюдались случаи $p = 2$ и $a = 2, 3, 4$. Они соответствуют побочным последовательностям (6.5) объяснительной модели с $t = 2, 3, 4$. Согласно объяснительной модели, могут существовать такие системы, для которых $p = 2$ и $a \geqslant 2$, так что случаи с $a = 5, 6, 7, \ldots$, вероятно, будут идентифицированы в природе. Согласно объяснительной модели, третья априорная последовательность Фуджиты не может существовать.

Априорные последовательности Фуджиты показывают возможность существования широкого диапазона паттернов. Множество F углов расхождения Фуджиты составляет собственное подмножество для множества N замечательных чисел. Но, очевидно, нет необходимости в столь большом числе углов и, как следствие, последовательностей филлотаксиса. Сама возможность появления такого множества углов может является ограничением, присущим модели. Как утверждал Поппер, хорошая научная теория запрещает определенным вещам случаться. С другой стороны, модель, которая не может быть использована для воспроизведения паттернов, существование которых подтверждается фактически, имеет ограничение другого вида. Множество **J** углов, разрешенных объяснительной моделью, составляет собственное подмножество для множества F, так что $C \subset \mathbf{J} \subset F \subset N$. В главе 7 было показано, что множество **J** охватывает все наблюдаемые спиральные случаи. Мы предположили, что τ-модель производит (и упорядочивает) все элементы N (с учетом того, что она производит элементы множества **J**).

По неизвестным причинам Адлер рассматривает последовательность $J\langle t, 2t+1, 3t+1, 5t+2, \ldots\rangle$, при $r \geqslant 2$, как соответствующую второй последовательности Фуджиты с $p = t$ и $a = 2$. В этой последовательности при

подстановке $n = F_{k+1}t + F_{k-1}$ и $m = F_{k+2}t + F_k$ расхождение находится в пределах F_{k+1}/n и F_{k+2}/m, так что в пределе расхождение $d = (J(t + + \tau^{-2}))^{-1}$. Это расхождение монотонно убывает к нулю при возрастании t, подобно расхождению, соответствующему последовательности нормального филлотаксиса. Расхождение, соответствующее аномальному филлотаксису, в объяснительной модели увеличивается до 180°, 90°, 60°, ... при возрастании t, в зависимости от значений $J = 1, 2, 3, \ldots$, соответственно. Отсюда появляется возможность существования чередующихся колец (двурядность: 180°; перекрест: 90°, и т. д.) и спирально-чередующихся колец. Последовательность нормального филлотаксиса делает возможным образование совмещенных колец, таких как моностиха, через спиромоностиху (глава 8). Априорная последовательность Адлера отрицает возможность существования чередующихся колец (по крайней мере, на схеме рис. 8.2(1)) и не охватывает побочные последовательности (6.5), которые, как известно, наблюдаются в природе (например, $\langle 2, 1, 9, 16, \ldots \rangle$; см. таблицу 6.2).

Заключение

Важная часть филлотаксисной теории автора (см. введение ко второй части книги) — модель образования паттернов, — была представлена в главе 6 и развита в главе 8. Модель предлагает функцию, подобную энтропийной, и используется для функционального объяснения феномена филлотаксиса в терминах его основного эффекта, заключающегося, как считается в данном случае, в минимизации энтропии растений. Принцип оптимальной конструкции используется для проведения различий между филлотаксисными спиральными решетками, представленными в виде иерархий управления. Каждой иерархии управления может быть присвоена сложность $X(T)$, стабильность $S(T)$, ритм w и затраты E_b (действительная функция, определенная для группы иерархий и называемая объемной энтропией). Алгоритмы, выведенные на основании модели, могут применяться для определения спирального паттерна с минимальными затратами, когда цикл закладки примордия завершается (в P_r пластохронах). Например, затраты паттернов $\langle 1, 2\rangle$, $2\langle 1, 2\rangle$ и $\langle 3, 4\rangle$ приблизительно равны 1.08, 1.98 и 2.83, соответственно. Согласно данной модели, паттерн Фибоначчи — наиболее стабильный и наименее сложный, отсюда его преобладание в природе.

Объяснительная модель была разработана для спиральных паттернов, но применима также и для кольцевых паттернов. Она используется для получения регулярных паттернов и показывает, что мультимерия — это частный случай многопарности. Что касается вопроса об относительной примитивности спиральных паттернов, то в модели поддерживается идея, согласно которой паттерны следует моделировать в порядке, сходном с эволюционным порядком их появления в природе. Основные типы паттернов расположены в виде эволюционного порядка от паттернов Фибоначчи к нормальным и аномальным спиральным паттернам, а также к чередующимся и совмещенным кольцам. Эта модель может быть использована также и для анализа нарушенных паттернов (раздел 8.6.3).

На основании данной модели было получено множество **J** углов расхождения (подмножество для множества N замечательных чисел), а также прогнозы, которые могут быть непосредственно сравнены с имеющимися данными (глава 7). С помощью модели мы можем прогнозировать существование очевидно маловероятных паттернов и определять, какие типы

паттернов могут или не могут существовать в природе. Более того, мы можем справиться с трудностями при распознавании филлотаксисных паттернов, таким образом дополняя модель аллометрического типа, используемую в первой части книги для практического распознавания паттернов. В главе 9 было проведено сравнение с другими моделями, построенными на совершенно иных алгоритмах. Порядки очередности спиральных паттернов, получаемые из энтропийной модели Марзека, τ-модели, модели Сюйдуна и объяснительной модели, оказались очень близкими. Считается, что любая модель может быть проверена на основании прогнозов, побочных продуктов и новых интерпретаций, полученных с ее помощью.

В третьей части книги будет показано, что наблюдаемые на растениях примордиальные паттерны могут встречаться и в других областях естествознания. Поэтому проблема формирования растительного паттерна должна выйти за пределы чисто ботанического материала, хотя данный вопрос еще ожидает некоторого прояснения. Следовательно, модели образования паттернов в филлотаксисе не должны основываться только на ботанических веществах и механизмах, таких как диффузия фитогормонов. Они должны включать более формальные, системные понятия, способные объяснить подобные паттерны везде, где они возникают, — понятия, которым можно придать частные значения в зависимости от области, в которой они применяются. Во второй части книги выражается мнение, согласно которому одним из таких понятий является энтропия, а в разделе 6.1.2 подчеркивается факт, что представления об энергии энтропии постепенно внедряются в область филлотаксиса.

Часть III

Происхождение филлотаксисных паттернов

Введение

Вопрос о происхождении филлотаксисных паттернов можно рассматривать на многих различных уровнях. При изучении высших растений теория Болле представляет предварительный уровень, а теория Циммермана — второй уровень, который предполагает возвращение к первичным наземным растениям. Черч предлагает обратиться к морю, чтобы понять исходное значение и функцию паттернов, наблюдаемых у высших растений. Первые три уровня были рассмотрены в главах 3 и 8.

В первой части книги мы увидели, что филлотаксисные паттерны представляют собой ветвящиеся структуры и иерархии. Паттерны существовали уже в начале эволюции наземных растений и обнаруживаются у бурых морских водорослей в наши дни. Ветвление — один из самых основополагающих процессов роста — присутствует в структуре подсолнуха, одного из самых поразительных примеров филлотаксиса (см. раздел 3.3) и эволюции цветов. Но подобные ветвящиеся структуры были обнаружены и у животных, и даже в минералах, так что псевдофиллотаксисные паттерны, встречающиеся в других областях естествознания, не должны вызывать особого удивления.

В главе 10 представлены предложенные мной варианты применения филлотаксисных методов и теоремы главы 2 в кристаллографии белков и высказываются мысли по поводу того, какое представление паттернов из остатков аминокислоты в полипептидных цепочках может быть наиболее точным. Там же оцениваются достижения современных ботаников и кристаллографов, которые поняли значимость кристаллографической парадигмы в филлотаксисе. В этой главе я прежде всего старался показать успехи, достигнутые в кристаллографическом филлотаксисе — новом разделе кристаллографии, изучающем филлотаксисные паттерны.

Системное исследование, важность которого я всегда подчеркивал, обязательно приводит к междисциплинарным сравнениям форм и функций. Глава 11 показывает, что общая сравнительная морфология имеет большое значение для понимания филлотаксиса. В этой главе рассматривается морфогенетический параллелизм Мейена между изоморфными формами и природными паттернами в целом, представляя четвертый уровень исследования происхождения филлотаксисных паттернов.

Теория автоэволюции Лима-де-Фарии предлагает пятый уровень исследования, который может способствовать лучшему объяснению происхождения форм и функций в биологии. Это новый подход к эволюции, современная альтернатива неодарвинизму, хотя данная теория все еще выражает мнение меньшинства, находящегося в стороне от официальных кругов и господствующего направления мыслей. Теория автоэволюции утверждает, что происхождение форм и функций в биологических структурах следует искать на эволюционных уровнях, которые предшествовали биологической эволюции и оставили свои «отпечатки» в последней. Тот факт, что многие ученые в последнее время стали рассматривать филлотаксис как обобщенную кристаллографию, свидетельствует о намечающейся тенденции признания того, что существует физическая организация материи, функционально воздействующая на генезис филлотаксисных паттернов. В главе 11 утверждается, что если мы хотим найти лучшее объяснение филлотаксисных паттернов, то нам следует учитывать основополагающие свойства пространства и времени, обусловленные эволюцией элементарных частиц, химических элементов и минералов.

Разделяя взгляды неодарвинистов, которые придают гену первостепенное значение, трудно увидеть какие-либо иные природные механизмы, и, таким образом, невозможно выйти за пределы теорий Циммермана и Черча (хотя, конечно, эти авторы не ортодоксальные геноцентрики). Поднимаясь выше третьего уровня исследования и опираясь на морфогенетический параллелизм в природе, вооружившись принципами теории автоэволюции, придающей гену второстепенное значение, мы сможем сделать существенные шаги к разгадке мистики филлотаксиса. Мы приближаемся к этой цели благодаря тому, что теперь мы можем связать существование филлотаксисных паттернов с общими законами природы и со структурой вселенной. Среди этих законов — законы ветвления (глава 3), аллометрии (глава 4), гомологичности (главы 10, 11), гномонического роста (раздел 11.3) и появления новых свойств (раздел 11.4).

В главе 12 отражен фактический статус предмета филлотаксиса, представленного в качестве мультидисциплинарной области исследования. Оценивая неудовлетворительную картину, порождаемую прежним, устаревшим образом мышления (раздел 12.1), эта глава подчеркивает необходимость поиска новых направлений научной мысли. Кроме того, в главе 12 еще раз особое внимание уделено идее происхождения филлотаксисных паттернов, их связи с более универсальными законами, чем это обычно постулируется, — законами, которые первоначально не имели никакого отношения к живой материи.

Глава 10
Экзотический филлотаксис

10.1. Из истории предмета

В предыдущих главах этой книги очень часто упоминаются братья Бравэ, которые в 1830-х годах успешно работали над проблемой филлотаксиса (носящие имя Бравэ теорема, формула, решетка, и т. д.). Одной из причин такого успеха могло стать то обстоятельство, что один из братьев был ботаником, а другой кристаллографом. В те времена живые организмы, как правило, воспринимались в качестве живых кристаллов. Относительно слабое развитие предмета филлотаксиса во второй половине девятнадцатого столетия можно объяснить тем, что кристаллографическая парадигма была оставлена вскоре после работ братьев Бравэ.

Ван Итерсон [355] разработал геометрические методы анализа филлотаксисных паттернов, основанные на теориях симметрии кристаллических структур. Однако его работа почти не получила признания, хотя до некоторой степени была воскрешена во второй половине столетия ботаниками и математиками, изучающими филлотаксис на уровне моделей контактных кругов на цилиндрах. Тот факт, что совсем недавно кристаллографы возобновили свои исследования в данной области, можно расценивать как всеобщее признание того, что дисциплина зародилась под счастливой звездой и что интуиция вдохновителей цилиндрического представления филлотаксиса направила предмет на верный курс.

Для кристаллографов исключаются все аспекты проблемы филлотаксиса кроме геометрического, и задача филлотаксиса состоит в изучении спиральных решеток. Например, используя представленные в цифровой форме координаты семян 39 типов упаковки соцветий подсолнуха и методы аппроксимации кривых по точкам, Райан [690] показал, что *Helianthus tuberosus* (12–15 мм в диаметре) может быть лучше всего аппроксимирован золотой спиралью, тогда как *Helianthus annuus* (25 см в диаметре) требует комбинации золотых и логарифмических спиралей.

Исследование, проведенное Ротеном и Кохом [674], основано на логарифмической спирали, вдоль которой примордии рассматриваются как ка-

сательные не перекрывающиеся круги. Логарифмическая спираль наиболее точно описывается выражением $r = r(0)R^{\theta/2\pi d}$, а решетка, определяемая спиралью, — дискретным множеством точек $r(n) = r(0)R^n$ и $\theta(n) = 2\pi nd$, где $n = \ldots, -1, 0, 1, 2, 3, \ldots$, $d = (\theta(n+1) - \theta(n))/2\pi$ — постоянный угол расхождения, $R = r(n+1)/r(n)$ — постоянное пластохронное отношение.

Кристаллографы переоткрывают в своих собственных понятиях уже известные результаты. Например, Ротен и Кох [673, 674] переопределили методику расчета филлотаксиса с помощью модели упаковки сфер и непрерывных дробей. Помимо прочих результатов для произвольно заданных d и R они нашли условия, при которых круг с центром в k является касательным к кругам с центрами $k+n$ и $k+m$, образующим парастихийную пару (n, m). Таким образом, при известном d могут быть получены все пары (n, m), а при известной паре (n, m) определяется интервал значений для d. Для плотной упаковки кругов (когда каждая окружность имеет шесть соседей вместо четырех), d и R однозначно определяются числами n и m, а третья касательная окружность — числом $m+n$ (реминисценция модели контактного давления кругов на плоскости, разработанной Адлером [4]). Если пара (n, m) замещается парой $(m+n, m)$, мы имеем возрастающий филлотаксис и непрерывные переходы, ведущие к замечательным числам. Ротен и Кох получили график, изображающий R как функцию d (объедините, например, уравнения (4.2) и (4.4) для различных значений m и n, чтобы получить такую функцию), давая уже знакомый нам каскад возможных переходов между паттернами, упоминаемый во многих исследованиях (например, Максимович и Эриксон [506]; Вин и Линденмайер [841]; см. рис. 12.1(2)). Труды Ротена и Коха пересекаются также с работами Ван Итерсона [355], Ридли [644], Марзека и Каппраффа [515], Джана [392].

В разделе 9.1.2 были описаны собственные разработки Ротена и Коха, основанные на представлении о самоподобии. Предложенную Сюйдуном [906] методику, в которой используются переведенные в цифровую форму данные от ботанических экземпляров, преобразования Фурье, а также энергетические спектры, можно оценить как превосходную (см. рис. 10.1). Кроме этих усилий, обобщение классической кристаллографии ведется по линиям, развитым Маккеем [499], и в настоящее время филлотаксис считается важным предметом исследования, аналогичным анализу кристаллической структуры (см. термин «кристаллография» в глоссарии). Таким образом, структура спиральной решетки, наблюдаемая в расположении семян подсолнуха, становится природным примером **квазикристалла**, в котором отсутствует трансляционная и ротационная периодичность. Несомненно, у кристаллографов есть своя теория паттернов, которая может быть расши-

рена, вот почему они привносят новый взгляд в филлотаксис, науку о паттернах растений.

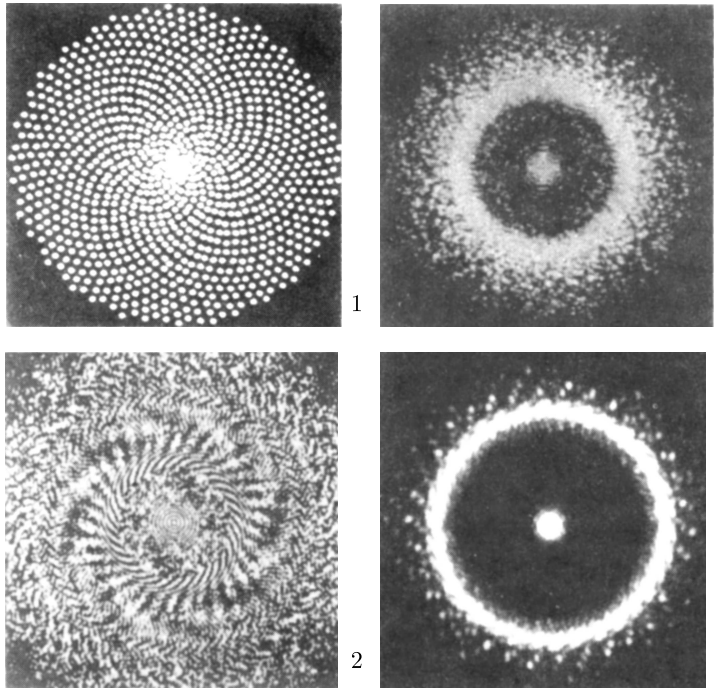


Рис. 10.1. Модель спиральной решетки (с золотой образующей спиралью и углом Фибоначчи) (1), преобразование Фурье (2) и энергетические спектры (3, 4) (два различных контраста) этой решетки, полученные посредством компьютерного моделирования (Сюйдун [906].)

10.2. Псевдофиллотаксисные паттерны

10.2.1. Псевдофиллотаксисные паттерны в биологии

Спиральные паттерны могут наблюдаться в таких живых системах как *Hydra* и *Botryllus*, где общий процесс роста столбика и формирования почки строго гомологичен таковому у листовых примордиев (Беррилл [54],

с. 228, 423). Далее на рисунках представлены различные структурно подобные системы, начиная с квадранта медузы, показывающего паттерн щупалец (рис. 10.2). В филлотаксисе этот паттерн описывается как представляющий видимую встречную парастихийную пару 4(2, 3). Действительно, в каждом из 4 квадрантов этого паттерна находится по два семейства спиралей, содержащих, соответственно, 2 и 3 встречные спирали. Каждое семейство проходит через все щупальца и закручивается во встречных направлениях относительно центра симметрии; в каждом пересечении двух спиралей расположено щупальце, и на каждой спирали из встречных семейств щупальца соединены, соответственно, через 2 или через 3. Пара (3, 5), не изображенная на диаграмме, также является видимой встречной парой.

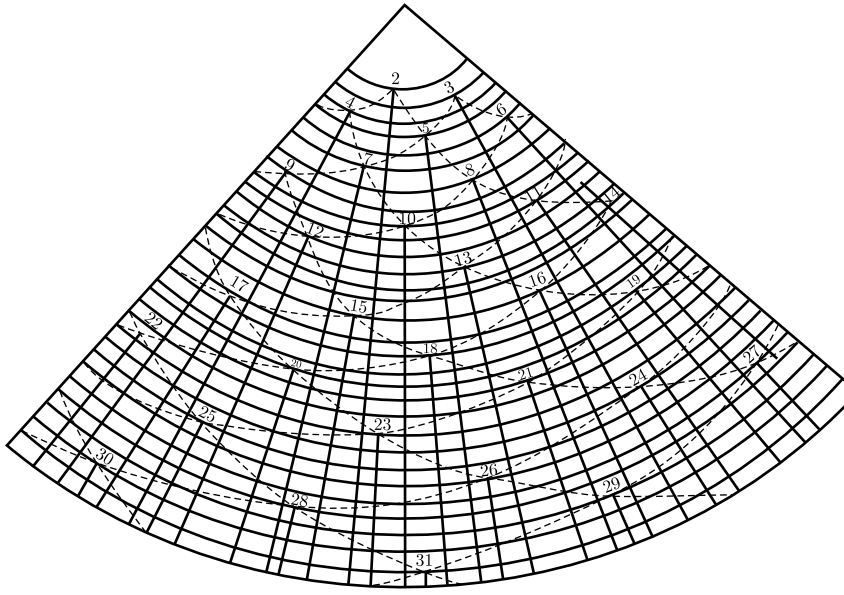
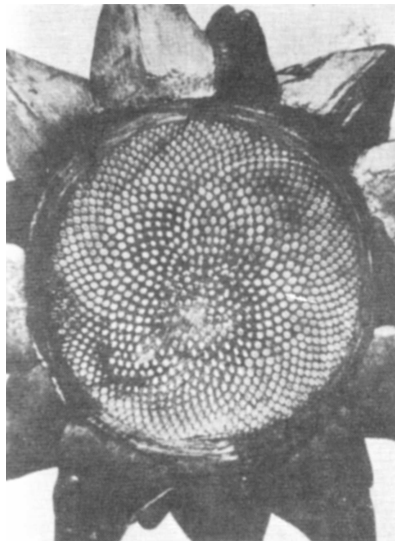
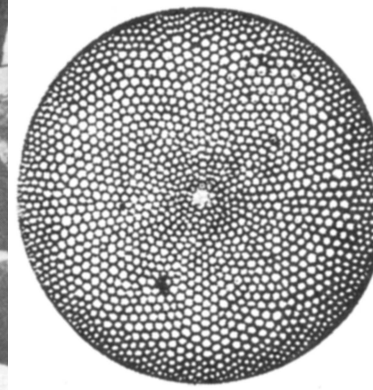


Рис. 10.2. Схематическое (центрическое) представление расположения зонтичных щупалец в квадранте *Olindias formosa*. Порядок развития щупалец *Gonionemus* также соответствует этой схеме. Диаграмма показывает видимую встречную парастихийную пару (2, 3) (Комай и Ямацзы [433].)



1



2

Рис. 10.3. (1) Филлотаксисная система (55, 89) на примере соцветия *Cynara scolymus* со срезанными до завязей цветочками. (Черч [114].) (2) Вальва *Coscinodiscus* — бациллы, повсеместно распространенной в пресной и морской воде, а также в почве (Фон Денффер [169].)

Одной из очень хороших иллюстраций филлотаксиса является паттерн в соцветиях *Compositae* (например, маргаритки, подсолнуха, хризантемы) — такой, как на рис. 10.3(1). Паттерн этого соцветия имеет поразительное сходство с паттерном диатомовой водоросли (рис. 10.3(2)). В отделе *Phycophyta* (морские водоросли) мы находим очень маленькие одноклеточные бурые диатомовые водоросли и очень большую бурую водоросль *Fucus*. Мы увидели в главе 3 (например, на рис. 3.7 и 3.13), что разветвленная структура *Fucus* подобна структуре соцветия, изображенного на рис. 10.3(1).

10.2.2. Псевдофиллотаксисные паттерны в цилиндрических кристаллах

Микротрубочки, бактериальные жгутики и волоски, капсиды вирусов, волокна хроматинов и трубчатые сборки энзимов — примеры трубчатых агрегатов сфер. Был проведен детальный анализ геометрии этих агрегатов

(например, Ван Итерсон [355], Эриксон [198]). Они являют собой примеры того, чему Харрис и Скривен [312] присвоили термин «цилиндрические кристаллы» (рис. 10.4). Эти структуры, очевидно, объединяет тот факт, что они состоят из белковых субъединиц нескольких типов и способны к самосборке. В их паттернах могут происходить переходы, аналогичные краевым дислокациям в кристаллах. Харрис и Эриксон [311] провели обширный анализ свойств таких структур, но в значительной степени с кристаллографической точки зрения. Они использовали ботанический термин «парастиха» и ввели термины «прерывные/непрерывные свертки» для описания в этих идеализированных трубчатых представлениях явлений, очевидно аналогичных филлотаксисным переходам. Именно поэтому мы использовали эти термины в разделе 8.3.1.

Рисунок 10.5(1) — фотография субмикроскопической цилиндрической структуры бактериофага. Как показал Эриксон [198] (используя методы и термины филлотаксиса), она представляет структуры 4(2, 3) и 4(3, 5) своих гексамеров (рис. 10.5(2)). Кроме того, Эриксон показал, что жгутик бактерии *Salmonella* представляет собой паттерны 2(2, 3) и 2(3, 5) и что вирус табачной мозаики показывает видимые встречные пары (1, 16) и (17, 16) (рис. 10.5(3)). Многие микротрубочки имеют паттерны (6, 7) и (7, 13) цилиндрической упаковки мономеров белка.

10.3. Структура полипептидных цепочек

10.3.1. Кристаллография белка и системное исследование

Объяснение трехмерной структуры молекул белка — поворотный пункт в молекулярной биологии. Знание белковой структуры основано на интерпретации рентгеновских дифрактограмм. Чтобы определить молекулярную структуру, рентгеновский луч посылают сквозь кристалл молекулы белка. Луч дифрагирует (рассеивается), и индикатор (например, пленка) регистрирует картину дифракции, подобную изображенной на рис. 10.6(1). Эта фотография миоглобина — двумерная проекция трехмерного массива точек. Математический анализ дифрактограммы очень сложен из-за большого числа составляющих молекулу атомов, которые дают тысячи дифракционных пятен. Задача состоит в том, чтобы сначала измерить интенсивность каждого пятна, а затем восстановить образ миоглобина на основании интенсивностей этих пятен. Это можно сделать, используя ряды Фурье, построенные с учетом фаз дифрагированных рентгеновских лучей. Карта электронной плотности (рис. 10.6(2)), сопоставимая с линиями уровня в географии, получена при помощи быстродействующего компьютера. Ко-

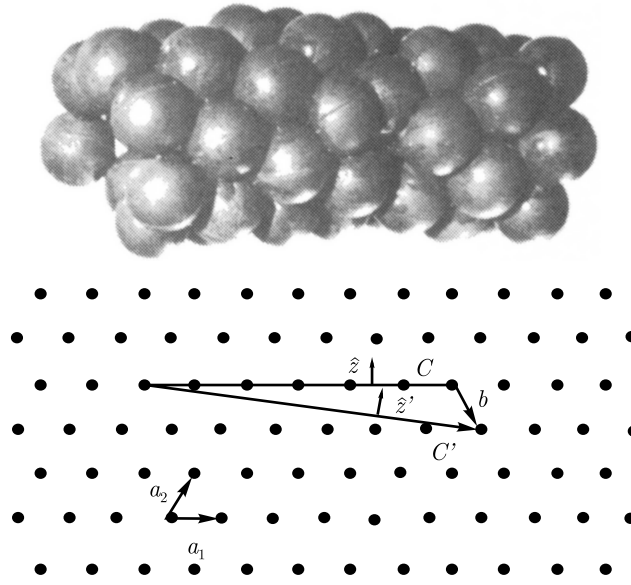


Рис. 10.4. Дислоцированный цилиндрический кристалл, образованный резиновыми шарами, и его плоское представление (Харрис и Скривен [313].)

нечный ряд Фурье содержит приблизительно один миллиард членов. Он показывает плотность электронов в большом числе (25 000) точек, регулярно расположенных в кристалле. Следующий шаг — интерпретация этой диаграммы. Трехмерное распределение представляется рядом параллельных плоскостей, расположенных одна над другой.

Белки состоят из одной или многих полипептидных цепочек, каждая из которых содержит 100 или более остатков аминокислот. Фрей-Висслинг [225] отметил углы 5/18, 8/29 и 13/47 между последовательными остатками аминокислот в цепочках α-полипептида (поли-*l*-аланин, поли-γ-метил-*l*-глутамат). Он заметил, что эти дроби принадлежат последовательности

$$\langle 1/3, 1/4, 2/7, 3/11, 5/18, 8/29, 13/47, \ldots \rangle, \tag{10.1}$$

где каждый член является суммой Фарея двух членов, непосредственно предшествущих ему. Паулинг и Кори [585] отметили расхождение 3/11 в поли-γ-бензил-*l*-глутамате.

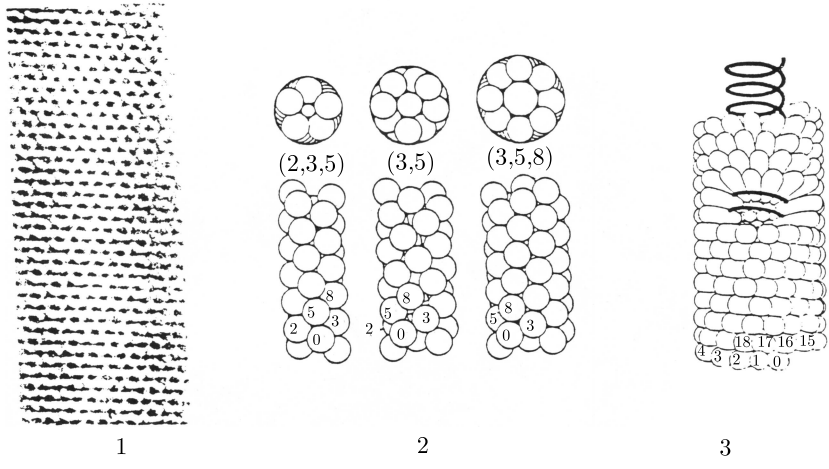
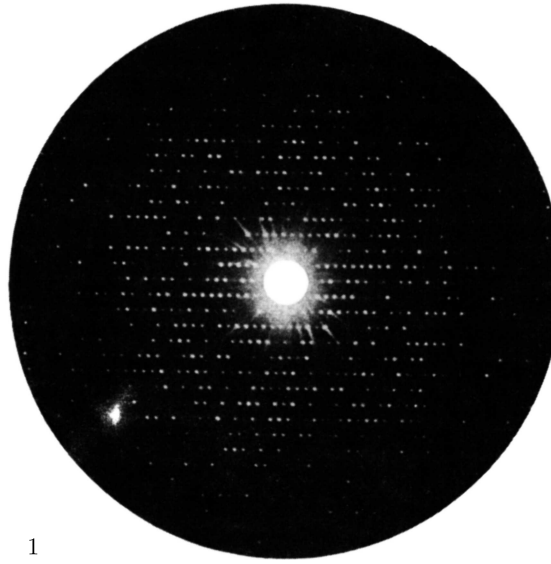
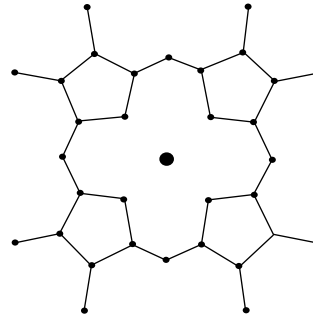


Рис. 10.5. (1) Оптически профильтрованное изображение полиголовки бактериофага, показывающее структуру 4(2, 3, 5) своих гексамеров. (Де Розье и Клаг [172].) (2) Упаковки сфер на цилиндрах, на которых Эриксон [198] определял «филлотаксис» таких паттернов, используя опубликованные микрофотографии, сделанные с помощью высокоразрешающей электронной микроскопии, а также исследования дифракции света. (3) Модель белковой оболочки вируса табачной мозаики с паттерном тройных точек (1, 16, 17) (Лауффер и Стивенс [447].)

Абдульнур и Лаки [1] предложили графическое представление α-цепочки тропомиозина, обнаруженного в скелетной мышце кролика (рис. 10.7). Авторы также проиллюстрировали с помощью подобной карты α-спиральную область цепочки гемагглютинина HA2 вируса гриппа. На рис. 10.7 постоянный угол между последовательными остатками может быть рассчитан множеством способов. Например, между остатками n и $n+1$ находятся пять лучей, отстоящих друг от друга на $20°$. Другой метод заключается, главным образом, в поиске филлотаксисной дроби. Вначале определяются два последовательных остатка, расположенных на любом из 18 лучей, проведенных их центра рисунка. Затем мы идем от одного остатка к другому через все промежуточные остатки и самым коротким путем. Делая это, мы совершаем 5 оборотов вокруг точки 0 и отмечаем 18 остатков. Из этого следует, что искомый угол равен 5/18 или $100°$, представляя 3.6 остатка на один оборот. Таким образом, рис. 10.7 представляет иллюстрацию одной из дробей в последовательности (10.1).



1



2

Рис. 10.6. (1) Рентгенограмма нормального кристалла миоглобина, показывающая картину расположения дифракционных пятен. (2) Проекция на плоскость карты электронной плотности миоглобина, совмещенная с его скелетной схемой, и железным атомом в центре (Кендрю [420].)

«Вообразите, что мы имеем модель такой α-спирали. Представим, что мы оборачиваем вокруг нее бумажный цилиндр радиусом приблизительно 5 Å и отмечаем на бумаге точки, в которых каждая боковая цепочка заканчи-

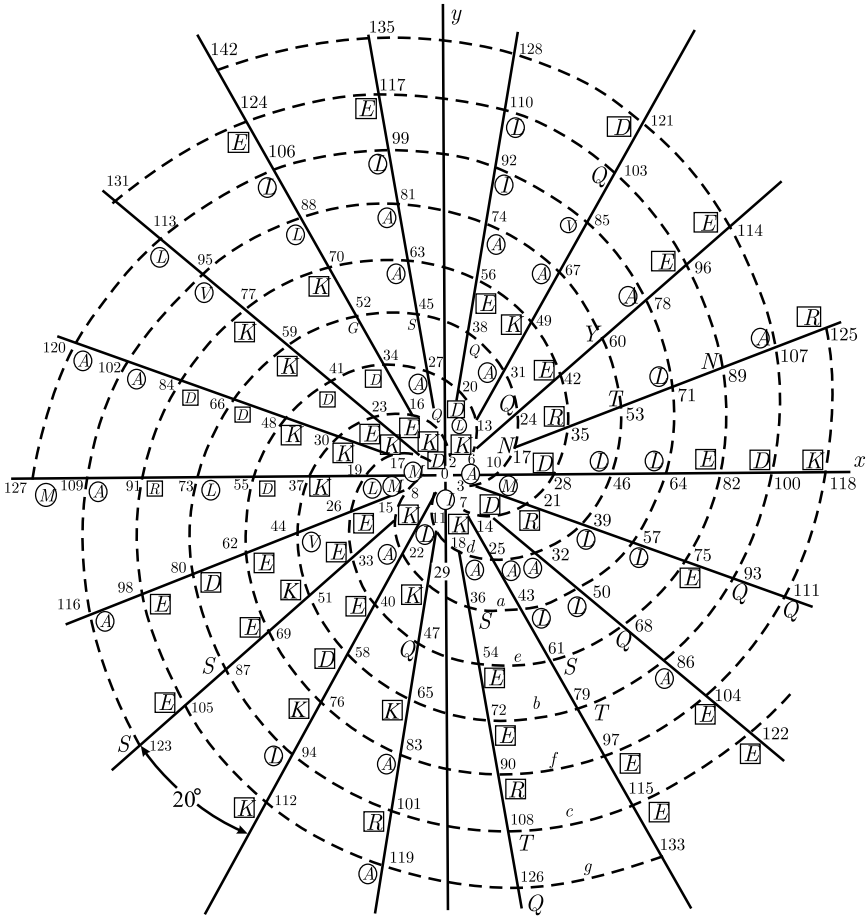


Рис. 10.7. Двумерное представление относительных ориентаций остатков α-спирали. Номера обозначают остатки аминокислот, а буквы — пептиды (Абдульнур и Лаки [1].)

вается. Затем мы разворачиваем бумагу, пока она снова не станет плоской, и изучаем паттерн, который мы начертили» (Крик [133]). Для α-спирали мы получим нечто подобное рис. 10.8. Если точки пронумерованы справа налево и снизу вверх, начиная с 0 в правом нижнем углу, то точка 18 на-

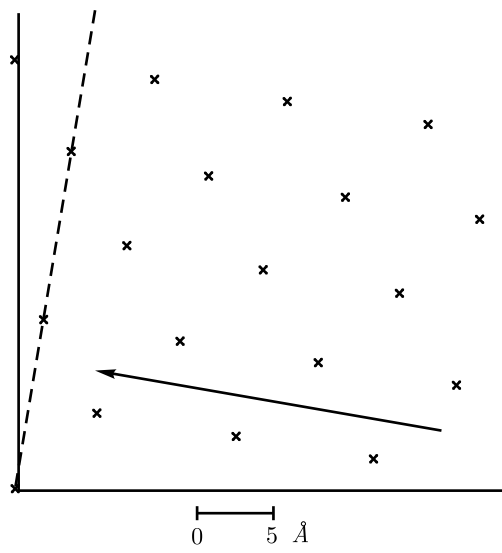


Рис. 10.8. Паттерн, образованный боковыми цепочками α-спирали (Крик [133].)

ходится на вертикальной линии, проходящей через точку 0; это значит, что угол между последовательными остатками также равен 5/18.

Оба этих представления (рис. 10.7 и 10.8) суть одно и то же, хотя визуально очень различны. В первом случае мы получаем представление цепочек, называемое в филлотаксисе центрическим, а во втором — цилиндрическое представление, как это очевидно из описания Крика. Это означает, что геометрическое представление цепочек не было усовершенствовано за прошедшие 30 лет, если даже в литературе 1950-х годов упоминаются «углы приблизительно 20°» и «приблизительно 3.6 остатков на виток». Эти авторы не упоминают в качестве предмета системного исследования филлотаксис, в области которого были получены хорошо обоснованные результаты, которые могут (и должны) внести вклад в анализ паттернов, образуемых остатками в полипептидных цепочках.

10.3.2. Математический анализ белковых решеток и прогнозы

Крик, Абдульнур и Лаки отмечали только дробь 5/18, тогда как в последовательности (10.1) существует много других дробей. На рис. 10.7 можно начертить семейства спиралей, соединяющих остатки через 11 и 29 номе-

ров, но исходя из биологической целесообразности авторы решили нарисовать семейство из 7 спиралей, соединяющих остатки через 7 номеров. На рис. 10.8 пара (3, 4) явная, точки 3 и 4 являются ближайшими к точке 0. Мы пришли к целочисленной последовательности (10.2), которая является первой дополнительной последовательностью Шоута, или последовательностью Люка:

$$\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, \ldots \rangle, \tag{10.2}$$

последовательные члены которой — знаменатели дробей в последовательности (10.1).

Точность интерпретации рентгеновских дифрактограмм может быть повышена. Благодаря развитию филлотаксиса свойства спиральной или цилиндрической решетки в настоящее время хорошо изучены. Основная теорема главы 2 — а точнее, ее частная форма (последовательность (2.1) с $J = 1$ и $t = 3$) — показывает связь между последовательностями (10.1), (10.2) и данными наблюдений. Дроби в последовательности (10.1) являются конечными точками интервалов, определяемых теоремой (см. задачу 2.2). Предельный угол расхождения $d = (3 + 1/\tau)^{-1}$, то есть приблизительно равен 0.28 или, если умножить на 360°, то 99.51°. Этот угол отличается на половину градуса от значения, предложенного исследователями белков. Таким образом, налицо хорошее соответствие между теоретическим значением и экспериментальным приближением значения угла. Но на молекулярном уровне разница в 0.5° была бы намного более значительной, чем на рис. 9.1, где показано, что разница менее 0.1° приводит к появлению маловероятных структур.

Теорема главы 2 позволяет нам прогнозировать точное расположение остатков аминокислоты в α-полипептидных цепочках; есть надежда, что таким образом у исследователей появляются возможности для новых наблюдений. На рис. 10.7 мы можем видеть, что пары (3, 1), (3, 4), (7, 4), (7, 11), (18, 11) и (18, 29) — видимые и встречные. Точки 1, 3, 4, 7, 11, 18 и 29 чередуются по обеим сторонам от отрицательной оси y. Но ритмичное чередование членов последовательности (10.2) обрывается после точки 29. Члены последовательности (10.2) должны не только чередоваться по обеим сторонам от оси, но еще и приближаться к ней. Точки же на рис. 10.7 (29, 47, 76 и 123), напротив, находятся с одной стороны от оси и удаляются от нее. Правильное представление показало бы остатки, расположенные вдоль (генетической) спирали, закручивающейся против часовой стрелки, с углом (расхождения) приблизительно 99.51°.

На рис. 10.9 показано цилиндрическое представление предлагаемой здесь модели, соответствующее явной парастихийной паре (7, 11). Видно требуемое чередование членов последовательности (10.2) вдоль вертикаль-

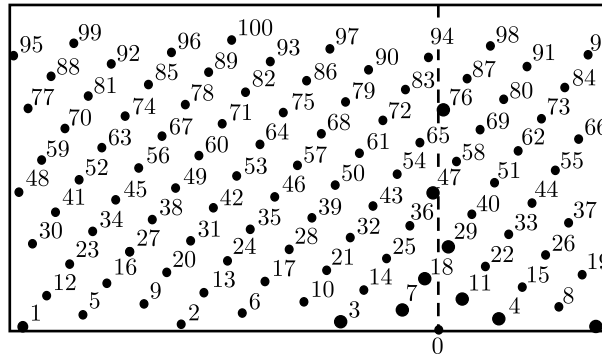


Рис. 10.9. Предложенная геометрическая модель для α-полипептидных цепочек соответствует взаимному расположению остатков аминокислот в интерпретации Крика (Джан [381].)

ной оси. Координаты точки 1, определяющей регулярную решетку,

$$(d, r) = ((3 + 1/\tau)^{-1}, 1/200).$$

Координаты точки $n - (n(3+1/\tau)^{-1} - [n(3+1/\tau)^{-1})], n/200)$, где $[\cdot]$ означает «ближайшее целое число». Абсцисса выражает параметр, в филлотаксисе называемый вторичным расхождением точки. Единица измерения расхождения — горизонтальное расстояние между двумя отображениями одной точки (например, 1 или 95). Подстановка $r = 1/50$ дала бы точки 3 и 4, ближайшие к 0, для явной пары (3, 4), как на рис. 10.8. Следует обратить внимание на то, что точка 18 находится уже не на вертикальной оси, как на рисунках Крика. Уравнение (4.5) преобразовывает цилиндрическое представление в спиральную решетку, соответствующую рис. 10.7. Восемнадцать лучей, изображенные на рис. 10.7, соответствуют восемнадцати спиралям на рис. 1.5, а вертикальная ось на рис. 10.9 — лучу OC на рис. 1.5.

Как при изучении белков, так и при исследовании филлотаксиса затрагивается проблема упаковки. Угол расхождения, предложенный для рис. 10.9, приводит к самоподобию и повышает эффективность упаковки структур (раздел 9.1). Такая аналогия между структурой белков и паттернами высших растений может оказаться более фундаментальной, чем это представлено в данной книге.

Марвин [512, 513] использовал филлотаксисные методы для анализа симметрии нитевидного бактериофага *Inovirus*. Он полагает, что симметрия

расположения субъединиц α-спирали в вирионе имеет отношение к винтовой симметрии расположения листьев на растениях. Проекция оси α-спирали на цилиндрическую решетку проходит между субъединицами, отмеченными точками 1, 5, 6, 11, 17, 28, ... третьей дополнительной последовательности (см. рис. 10.10). Как я предсказывал, на рис. 10.9 для первой дополнительной последовательности субъединицы чередуются по обеим сторонам проекции оси α-спирали и приближаются к ней. Марвин пришел к выводу, что симметрия *Inovirus* есть не что иное, как обобщение филлотаксисной симметрии.

10.4. Обобщенная кристаллография

10.4.1. Элементарная ячейка кристалла

Пусть m и n — любые две точки цилиндрической решетки, и пусть параллелограмм, образованный точками 0, m, n и $m+n$, не содержит на своих сторонах и внутри никаких других точек решетки. На рис. 2.3(2) мы можем рассматривать, например, точки 0, 5, 8 и 13 или точки 0, 5, 13 и 18. Параллелограмм, образованный точками 0, m, n и $m+n$ называется **фундаментальной областью решетки**. Путем трансляций фундаментальная область преобразуется в бесконечное множество таких областей, заполняющих плоскость без наложений и без промежутков, причем их вершинами являются все точки решетки. Хорошо известно, что в каком бы месте решетки ни выбирались точки, образующие фундаментальную область, ее площадь будет всегда одинакова. Точно так же для образования решетки можно использовать треугольник, образованный точками 0, m и n. Фундаментальная область, будь она параллелограмом или треугольником, является элементарным структурным элементом решетки. Когда точки 0, m и n определяют фундаментальный треугольник, пара (m, n) является видимой (см. определение в приложении 4).

Таким образом, кристалл представляет собой результат периодического повторения в трехмерном пространстве атома или группы атомов. Рентгенограмма любых кристаллов показывает, что существует некоторая элементарная единица — структурный элемент, имеющий все физические и химические свойства кристалла. Следовательно, кристалл является результатом совмещения бесконечности этих элементов, образующих решетку. На основании подобия между кристаллизацией и формированием филлотаксисных паттернов, Загорска-Марек [915] ввела термин ФТЭ, то есть «филлотаксисный треугольный элемент» — гомологию простейшей элементарной ячейки в кристаллографии. ФТЭ представляет собой фундаментальную область,

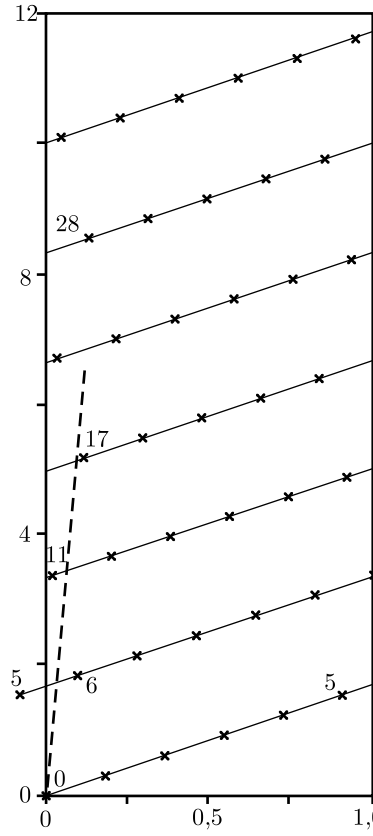


Рис. 10.10. Цилиндрическая решетка, представляющая симметрию *Inovirus*. Пунктирная линия, называемая фи-линией (филлотаксисной линией), представляет собой ось α-спирали, связанной с белковой субъединицей 0. Жирная линия называется базисной спиралью (соответствующей генетической спирали). На один оборот (называемый фи-оборотом) приходится 5.618 субъединиц. Это соответствует предельному углу расхождения нормального филлотаксиса $(5+\tau^{-1})^{-1}$ (Марвин [512]; разрешение на переиздание и приобретение авторского права, Баттерворт и Хейнеман.)

образованную точками 0, m и n, где (m,n) — ортогональная явная, или контактная, парастихийная пара цилиндрической решетки. Такая фундаментальная область представляет группу листовых примордиев, которые

посредством повторения, как в кристаллах, приводят к наблюдаемому филлотаксисному паттерну. На рис. 10.11 показан ФТЭ — треугольник, образованный центрами примордиев 0, m и n, представленных в виде касательных окружностей.

10.4.2. Пересмотренные понятия мультимерии, многопарности и переходов

ФТЭ считается элементом, общим для всех филлотаксисных паттернов $J(m, n)$, спиральных $(n < m)$ или кольцевых $(m = n)$, в зависимости от угла μ, обозначенного на рис. 10.11. Когда $\mu = 0$, мы имеем J-мерию (раздел 8.1). Когда $\mu > 0$, мы имеем J-парность (раздел 6.4.2). Рис. 10.12, который показывает тесную взаимосвязь между различными паттернами, основывается на формуле Ричардса (4.30) или, соответственно, на уравнении (4.6) с $\gamma = 90°$, а также на тривиальной формуле $\operatorname{tg} \mu = (m - n)r/(|x_m| + |x_n|)$. На рисунке филлотаксисные паттерны $J(m, n)$ представлены как точки в $(\mu - r)$-фазном пространстве. Линии, соединяющие точки, представляют элементарные пути краевых дислокаций, которые трансформируют разные паттерны друг в друга посредством изменения коэффициентов в формулах. Согласно схеме, теоретически возможны все виды переходов, хотя в природе были обнаружены лишь некоторые из них. Диаграмма подтверждает выводы раздела 8.5.4: мультимерия представляет собой частный случай многопарности.

Для объяснения прерывных переходов в разделе 8.3.2 рассматривалась возможность локального изменения на окружности апекса. Вопрос о том, является ли такое изменение возможным, Загорска-Марек [915] поясняет на примере клиновых дисклинаций, присутствующих в кристаллах пузырьковых плотов (Ишида и Ияма [354]), плавающих на поверхности воды (см. рис. 10.13). Загорска-Марек считает, что такие плоты являются хорошей моделью для группы клеток, составляющих вершину апикального купола. Подобно любой плотной упаковке сфер, коалесценция пузырей обладает шестикратной осевой симметрией, где каждый пузырь окружен шестью другими пузырями. Картина симметрии может быть изменена путем создания дисклинации, то есть удаления или вставки клина шириной 60° (равностороннего треугольника пузырей). В этом случае осевая симметрия структуры изменяется на пятикратную или семикратную, а центральный пузырь имеет пять или семь соседей. Подобная клиновая дисклинация появилась бы в апексе побега при изменении числа инициаторов.

Системная гомология между кристаллами и пузырьковыми плотами — или между мыльными пузырями и развивающимися примордиями, также

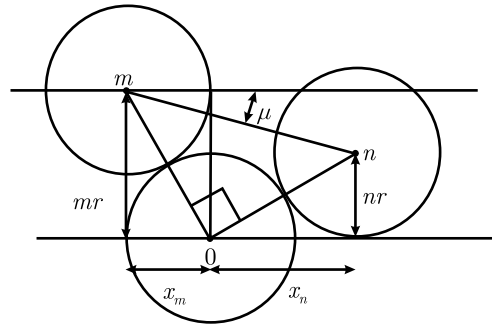


Рис. 10.11. ФТЭ ортогонального паттерна касательных окружностей (m, n) в цилиндрической решетке, где $n < m$; r — возрастание; x_n и x_m — вторичные расхождения точек n и m, соответственно. Основание фундаментальной области определяется $(n-m)$-парастихой и повернуто на угол μ относительно горизонтальной плоскости решетки

используемая другими учеными (например, Ван дер Линденом [468], Стивенсом [794]) — является, конечно, уместной. Теория коалесценции мыльных пузырей использовалась Нидхамом [561] для улучшения дополнительной характеристики модели Бурсилла и Сюйдуна [91] (упоминаемой в разделе 3.5.1), а именно, для замены дисков фигурами с формой, принимаемой пузырями в агрегатах. Но для того, чтобы пролить свет на явление прерывных переходов, нет необходимости обращаться к гомологии или к экзотическим терминам. Приведем объяснение, которое поддерживает гомологию с пузырьковыми плотами, используя известные результаты по дифференциальному росту, полученные в филлотаксисе и изложенные в главе 4.

В разделе 4.6 рассматривалась проблема относительных размеров апексов и примордиев, являющихся важными факторами образования паттернов. В этой книге утверждается, что прерывный переход возникает как результат возможных резких локальных изменений упомянутых относительных размеров. Вспомним, например, определение объемного отношения B Черча (раздел 4.6.1) или определение отношения площадей A Ричардса (раздел 4.6.2), связанные с относительными размерами примордиев и апекса. Из уравнения (4.25) для B или из уравнения (4.27) с $1/A$ следует, что при быстром уменьшении $1/A$ или B(означает, что примордии становятся относительно меньше), R (пластохронное отношение) тоже быстро уменьшается. Рассматривая затем уравнение (4.12) (аллометрическую модель), мы можем видеть, что m или n (или оба) должны увеличиться; здесь (m, n) —

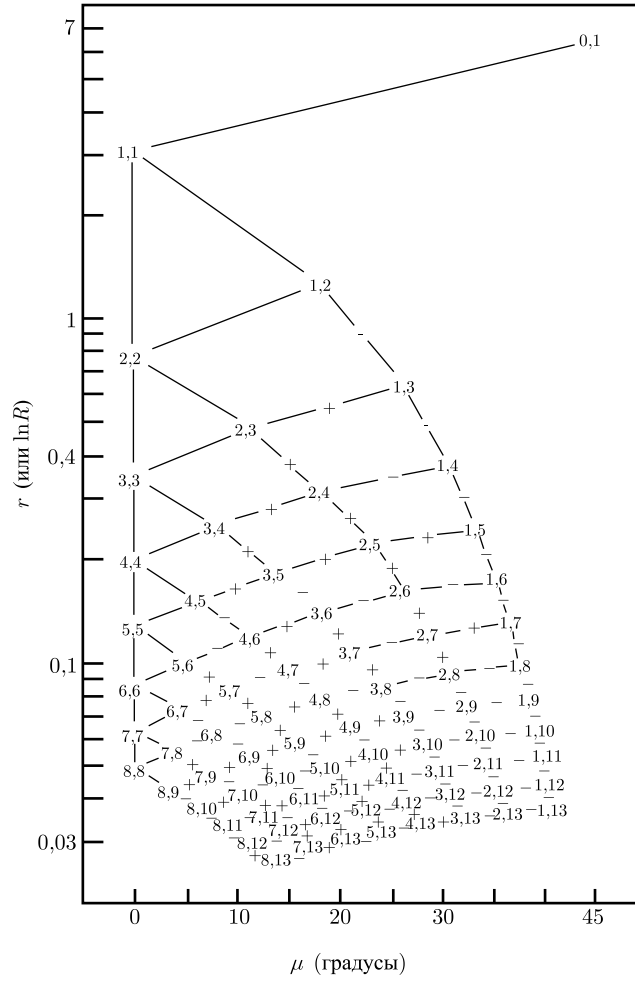
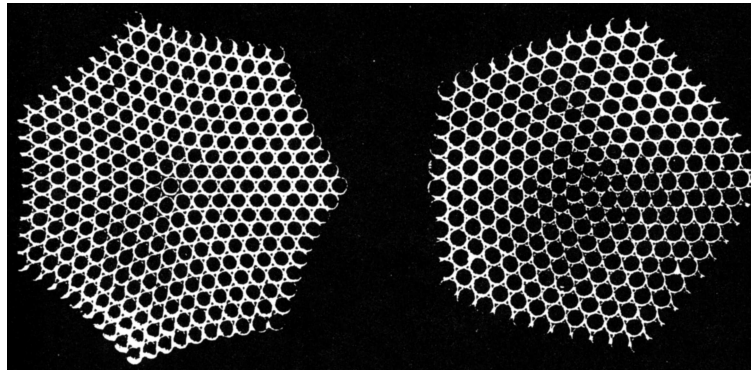


Рис. 10.12. Возможные изменения в контактных филлотаксисных паттернах вследствие элементарных дислокационных процессов. Взаимосвязь между r или $\ln R$ и углом μ элементарной ячейки филлотаксисных паттернов была определена на модели смежных ортогональных кругов на плоской или цилиндрической поверхности. Знаки плюс и минус показывают, меняется ли на противоположную (+) хиральность образующей спирали или остается неизменной (–) во время преобразования одного паттерна в другой (Мейсенхеймер и Загорска-Марек [530].)



1 2

Рис. 10.13. Решетка плавающих пузырей, используемая для объяснения прерывных переходов в филлотаксисных паттернах. Клиновые дисклинации изменяют нормальную шестикратную симметрию решетки. (1) Добавление клина пузырей порождает семикратную симметрию. (2) Удаление клина из шестиугольного плота приводит к возникновению пятикратной симметрии (Харрис [310].)

встречная парастихийная пара. Допустим, что произошло некоторого вида вмешательство в филлотаксисный механизм, приводящее к коренными изменениями в относительных размерах апексов и примордиев. Таким вмешательством может быть, например, резкое нарушение в местных условиях питания, в температуре (см. раздел 5.2.2) или в пластохроне (см. уравнение (4.29)). Уравнения показывают, что $m+n$ изменится, то есть на апексе будут созданы новые места или имеющиеся места будут потеряны, в результате чего система будет приобретать или терять парастихи и, таким образом, в паттерне появятся прерывные переходы.

10.4.3. Маргаритка: живой кристалл

Объяснение структуры *Compositae* (например, маргариток, астр, подсолнухов) рассматривается кристаллографами как задача кристаллографии. Маргаритка представляет собой идеальный кристалл с цилиндрической симметрией. Парастиха называется ретикулярной спиралью. Три семейства парастих, определяемые тройными контактными точками $(n, m, m+n)$, называемыми в кристаллографии **зернами**, соответствуют плоскостям решетки в классической кристаллографии. Ривье объясняет структуру маргаритки

в кристаллографическом ракурсе, используя в качестве генетической спирали циклотронную параболическую спираль Вогеля, описываемую уравнениями $r = a\sqrt{n}$ и $\theta = 2\pi nd$ при $n = 1, 2, 3, \ldots$, где $0 < d < 1/2$ — угол расхождения. Многоугольники Вороного (раздел 9.1.2) строятся вокруг каждой точки n на спиральной решетке, образуя цветочек n, — естественную элементарную ячейку структуры. Циклотронная спираль, также используемая Ридли [644] для воспроизведения соцветия подсолнуха, дает однородную упаковку цветочков. Когда цветочки маргаритки имеют не шесть соседей, а пять или семь, мы наблюдаем линии дефектов, называемые **границами зерен** (см. рис. 9.4).

Направление роста кристалла иногда изменяется. В филлотаксисных паттернах такое изменение соответствует переходу. Такие филлотаксисные переходы, рассмотренные в разделе 8.3, представлены Харрисоном и Эриксоном [311] как примеры дефектов, называемых в кристаллографии дислокациями и дисклинациями (Франк [222], Набарро [555]). Линии дефектов в соцветии, изображенном на рис. 9.4, действуют подобно дислокациям в кристалле. Краевая дислокация в атомных или молекулярных кристаллических решетках возникает, когда новая плоскость атомов или молекул вставлена между двумя другими или когда две плоскости объединяются, образуя одну. Этот эффект можно сравнить с описываемыми Черчем добавлением или потерей парастихи в семействе парастих (именно этими процессами Черч объясняет переходы; см. раздел 8.3.2). Краевые дислокации, таким образом, являются средством, позволяющим вносить в систему добавочный материал и производить филлотаксисные переходы. Итак, зерно содержит цветочки исключительно шестиугольной формы; оно состоит из кольцеобразного тела. Для Ривье границы зерен (линии дефектов, сетки дислокаций) являются квазикристаллами. Маргаритка имеет одномерные квазикристаллы.

Кристаллографические требования указывают на замечательные числа для возможных значений угла расхождения в ботанических структурах. Структуры, основанные на замечательных числах, имеют максимальную однородность, локальную гомогенность, самоподобие и структурную стабильность. Самоподобие (раздел 9.1) соответствует процессам расширения и сжатия решетки, известным в квазикристаллах. Структура маргаритки, таким образом, подчиняется законам самоподобия и максимальной структурной стабильности. Однопарные нормальные паттерны в таблице 6.1 упорядочены согласно уменьшающейся стабильности $S(T)$ (см. положение $1a$ в главе 6), и тогда паттерн Фибоначчи у маргаритки имеет максимальную стабильность в контексте объяснительной модели. Это означает, что структура маргаритки является очень устойчивой.

10.4.4. Минимальные затраты энергии на регулярные переходы

Границы зерен (раздел 10.4.3) представляют собой квазикристаллические сетки дислокаций, в которых происходят переходы. Эти переходы необходимы для того, чтобы разместить больше цветочков одного размера на более длинной окружности. Ривье [652] связывает затраты энергии с переходами, названными им регулярными и сингулярными (Ривье [654], Ротен и Кох [673, 674]). Это два вида непрерывных переходов. Рассмотрим зерно $(n, m, m+n)$, где $n < m$, определяющее три семейства парастих и две последовательные контактные парастихийные пары. Регулярный переход получается, если с уменьшением пластохронного отношения следующее зерно будет $(m, m+n, 2m+n)$ и семейство из n спиралей замещается семейством из $2m+n$ спиралей. Другой вид непрерывного перехода может произойти, если семейство из m спиралей замещается семейством из $2n+$ $+m$ спиралей, давая зерно $(n, m+n, 2n+m)$. Это пример сингулярного перехода.

Рассмотрим эти переходы в терминах теоремы главы 2. Теорема связывает интервалы для расхождения с зерном $(n, m, m+n)$. То есть один интервал, например, $[p, q]$, с (n, m), и другой интервал, например, $[s, q]$, — с $(m+n, m)$, причем $p < s$. Тогда интервал $[p, q]$, на котором структура замыкается, подразделяется точкой s на два интервала $[p, s]$ и $[s, q]$. При регулярном переходе интервал, получаемый из пары $(m+n, 2m+n)$, является подынтервалом для $[s, q]$. При сингулярном переходе интервал, полученный из пары $(2n+m, m+n)$, является подынтервалом для $[p, s]$. Регулярный переход соответствует так называемому левому продолжению (n, m), то есть $(m+n, m)$. Сингулярный переход соответствует правому продолжению (n, m), то есть $(n, m+n)$.

Регулярные переходы соответствуют ритмичному чередованию соседей вертикальной оси, как мы уже заметили на предыдущих рисунках (в согласии с допущениями Бравэ, раздел 9.1.1) и подтвердили с помощью алгоритма свертки (раздел 2.3). Регулярные переходы возможны только с замечательными числами. В этом случае соотношение типа Фибоначчи между последовательными зернами полностью соответствует соотношению между знаменателями последовательных главных подходящих дробей непрерывной дроби угла расхождения. В случае сингулярного перехода соотношение типа Фибоначчи между последовательными зернами возможно благодаря присутствию промежуточных подходящих дробей непрерывной дроби (Коксетер [129]). Сингулярные переходы могут происходить только с не замечательными числами.

В связи с этим возникает вопрос: на какую сторону от точки раздвоения

s расхождение сдвинется, когда пластохронное отношение уменьшается? Для Ривье [652] каждая альтернатива при раздвоении требует определенных затрат энергии. Соцветие рассматривается как плотная упаковка деформируемых цветочков (из мягкого материала, такого как пузырьковые плоты, цилиндрические магнитные домены, коллоидные кристаллы, ячейки конвекции Бенара (Ривье [654], Оччелли [571], Ривье [652]), линии индукции в сверхпроводниках (Левитов [463, 464]) в цилиндрической симметрии. Ривье вводит меру упругой деформации, необходимую для описания структуры в контексте кристаллографии. Это энергия упругой деформации, необходимая для деформации цветочка, чтобы он соответствовал определенной структуре. Граница зерна — место, где сдвиг и деформация рассеиваются в соцветии, образованном шестиугольными ячейками в зернах. Используя принцип экономии, Ривье объясняет, почему природа предпочитает регулярные переходы: при них затраты энергии минимальны. Филлотаксис является результатом не бесконечно точного биохимического транспортира (вряд ли способного оставлять записи на окаменелостях), а скорее результатом структурно устойчивого разбиения пространства.

Итак, из главы 6 мы узнали, что принцип экономии позволяет получать паттерн (m, n), который минимизирует затраты энергии при некоторых ограничениях. Сингулярные переходы соответствуют ритмам с периодом $w > 2$. В L-системах, производящих соответствующие иерархии, существует более двух правил производства. В положении 5 (глава 6), мы увидели, что принцип производства минимальной энтропии дает ритм с периодом $w = 2$, то есть ритм иерархий Фибоначчи, показывающих последовательные регулярные переходы, для которых нужны только два правила производства в L-системе. Филлотаксис — очень простой пример структурного архетипа, производимого последовательным процессом.

Глава 11

Морфогенетический параллелизм и теория автоэволюции

11.1. Общая сравнительная морфология

Системный подход, который я ввел в филлотаксис, предполагает высокую оценку значения факта присутствия паттернов, подобных филлотаксисным, в других областях исследования. Основная задача общей сравнительной морфологии состоит в обнаружении параллелизма структур, построенных на различном субстрате. Эта наука включает в себя синтетический и гомологический подходы, и, подобно относительной биологии, отрасли биоматематики, уделяет большее внимание сходству, чем различиям.

В главе 10 было показано, что феномен морфогенетического параллелизма позволяет распространить филлотаксисные методы исследования на другие области науки, такие как молекулярная биология, изучающая микроорганизмы, вирусы и полипептидные цепочки. С другой стороны, благодаря структурному параллелизму методы, с высокой степенью точности используемые в других областях науки, например, кристаллографии, могут применяться в филлотаксисе. Физические законы, справедливые для кристаллизации, остаются неизменными независимо от того, имеем ли мы дело с белковыми молекулами в вирусных капсидах, с атомами в кристаллической решетке или с примордиями в филлотаксисном паттерне. В каждом случае физическая среда структурно остается той же самой.

В физике Максвелл показал, что действие магнита на сталь и прохождение светового луча через воздух — два феномена, которые, кажется, никак не связаны между собой, — на самом деле имеют много общего. Мейен [539] использовал слово «номотетика» для описания области исследования, в которой ищут основополагающие законы, общие структуры и универсальность строения и функций среди различных групп организмов или предметов. Согласно Мейену, морфологические законы нельзя свести к истории, функционированию и адаптации. Существуют некоторые общие

структурные принципы, проявляющиеся в пределах различных групп организмов. Законы соответствия Урманцева (см. Мейен [539]) имеют большое эвристическое значение и могут привести к прогрессу, выявляя параллелизм и аналогии между структурами и функциями среди разнообразных природных организмов.

Филогенетический подход, важность которого в области филлотаксиса я подчеркивал, предполагает поиск прообразов филлотаксисных паттернов в царстве растений. В главе 3 теории Черча и Циммермана были представлены как важные ключи, открывающие врата к лучшему пониманию филлотаксиса. Однако свидетельство успешного применения морфогенетического параллелизма, связывающего рост кристаллов с образованием филлотаксисных паттернов (глава 10), способствует расширению научного поиска за пределы эволюции растений, начавшейся с появления первичных наземных растений и морских водорослей. Теории дарвинизма и неодарвинизма полагают, что биологические паттерны — итог генетических процессов. Но в минералах не существует никаких генов. Взяв в руки любую крупную публикацию о филлотаксисе, читатель неизбежно сталкивается с критикой геноцентризма, главным образом нацеленной на неодарвинизм. Очевидно, основываясь на принципах теории автоэволюции, которая оказывается ключом к пониманию филлотаксисных паттернов, может быть сделан следующий шаг в сторону разгадки тайны их происхождения. Один из этих принципов гласит, что для возвращения биологической эволюции в ее естественный контекст необходимо обратиться к эволюции минералов и химических веществ. В теории автоэволюции морфогенетический параллелизм называется гомологией, изофункционализмом и изоморфизмом. Последний термин используется в системных исследованиях.

Согласно Мейену [539], «с точки зрения пространственного расположения элементов, цветок с совмещенными чашелистиками и лепестками будет ближе к молекулам углевода с аналогичным расположением водородных атомов, чем к цветам с чередующимися чашелистиками и лепестками». Подобный подход имеет важные последствия для поиска путей проникновения в тайну филлотаксиса. Попытка объяснить наблюдаемую во многих областях одинаковую структуру, обращаясь только к одному контексту (ботаническому или какому-либо иному), кажется неразрешимой задачей. Но для «подавляющего большинства биологов сравнение цветов с молекулами, а раковин фораминиферов с римской керамикой кажется либо бессмысленным, либо неуместным, либо и тем, и другим. Преодоление подобного психологического барьера и распространение системных законов на структурные исследования произведет революцию в биологии, сопоставимую с введением в эту науку статистического мышления» (Мейен [539],

с. 248). Феномен морфогенетического параллелизма — бесспорно важный ключ к расширению границ нашего знания о филлотаксисе.

Цель сравнительной морфологии состоит в отыскании гомологий в органическом мире, и чаще только в какой-то определенной области. В этой книге рассматриваются изоморфизмы с филлотаксисными паттернами, преодолевающие искусственные барьеры, поставленные между живой и неживой природой. За генами скрываются фундаментальные механизмы, такие как процессы ветвления (глава 3) и гномонический рост (раздел 11.3.2), которые открывают более глубокие изофункционализмы с филлотаксисными паттернами, как будет показано далее. В этой главе приведено множество примеров структурных подобий, и предполагается, что источники возникновения филлотаксисных паттернов являются более древними и лежат глубже, чем принято полагать. Возможно, именно поэтому такие источники ранее не были замечены.

11.2. Изоморфизмы филлотаксисных паттернов

11.2.1. Минералы, животные и артефакты

Как было показано, филлотаксисный паттерн, развиваемый отдельным растением, очевидно, зависит от относительных размеров апикальной меристемы и продуцируемых ею примордиев. Согласно принципу гомологичности, это верно также для паттернов, образованных полосами и пятнами на теле животных. Если считать, что черные пятна на подобном цилиндру хвосте ягуара могут быть образованы в соответствии с уравнением реакции диффузии, управляющим ингибитором и активатором (Марри [554]), то, по гомологии, не удивительно, что многие филлотаксисные модели пытаются воспроизвести примордии (пятна) на цилиндрической поверхности растения, используя уравнения диффузии (см. приложение 8).

Стивенс [794] в изобилии проиллюстрировал геометрические соотношения, обнаруженные в расположении пластинок в чешуе рыб, на панцирях сухопутных черепах, коже различных змей (рис. 11.1(2)) и семенах асклепиад (см. рис. 11.1(1)). Он сравнивал эти данные с геометрией мыльных пленок и пузырей, панцирей морских черепах и зерен кристаллов и пришел к заключению, что в основу всех этих паттернов заложена минимизация энергии за счет: 1) образования тройных узловых точек; 2) уменьшения работы; 3) сокращения поверхностей контакта; 4) снижения потенциальной энергии. Подобные тройные точки явно просматриваются, например, в местах сопряжения шестиугольных чешуек на поверхности ананасов (см. рис. 9.2).

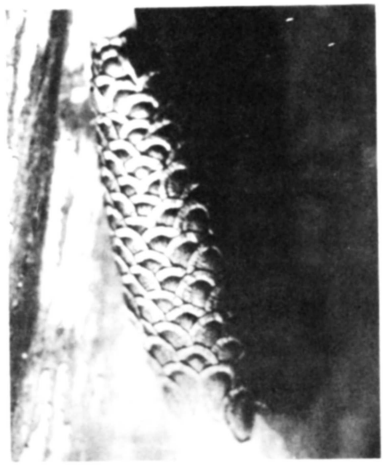
Генетик Лима-де-Фария [467] сопоставил паттерны чешуек на коже муравьеда *Manis temminckii* (рис. 11.1(3)) и на еловой шишке (рис. 11.1(4)) с паттерном на раковине моллюска *Conus milneedwardsi* (рис. 11.2(2)) и даже с кристаллом поваренной соли (NaCl) (рис. 11.2(1)). Сосновые шишки представляют собой, безусловно, превосходные примеры филлотаксиса, но в попытке объяснения феномена подобного упорядочения расположения чешуек, какова бы ни была природа этих чешуек, не следует сосредоточиваться только на сосновых шишках.

Слово «паттерн» относится к расположению составных частей или элементов. Конечно, это слово применимо, в том числе, и ко многим областям человеческой деятельности: технической, научной или художественной. Как показано на рис. 11.3, аналоги филлотаксисных паттернов встречаются не только в природе. Философы, такие как Тейяр де Шарден, защищали идею о том, что искусственные конструкции и формы представляют собой продолжения естественных, и в некотором смысле — все еще остаются частью природы. Кристаллические плоскости и дизайн обоев подчиняются одним и тем же структурным правилам. Золотое сечение τ филлотаксисных паттернов, как часто говорят, имитируется музыкантами (например, Барток), архитекторами (например, Ле Корбузье) и художниками (например, Дали), как в древнем, так и в современном мире. Творцы-художники естественно ищут вдохновение в акте Творения. Паттерн на куполе часовни эпохи Возрождения напоминает гигантское соцветие *Crysanthemum*.

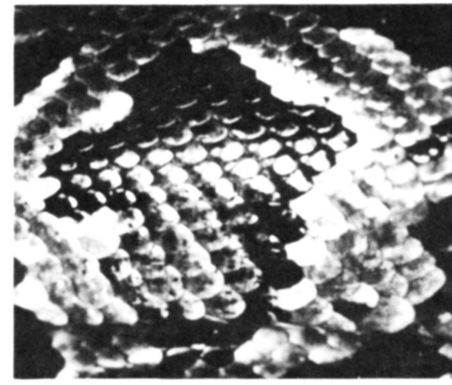
11.2.2. Коллоидные кристаллы, квазикристаллы и полимеры

Существует две главные категории структур растущих кристаллов: дендриты и фракталы. На рис. 11.4(1) изображен апикальный купол растения, продуцирующего примордии в филлотаксисном паттерне. Структура купола подобна дендриту (рис. 11.4(2)) и листу обыкновенного папоротника (рис. 11.4(3)). Как было показано в главе 3, связь между филлотаксисными паттернами и фракталами иллюстрирует связь между двумя кристаллическими структурами.

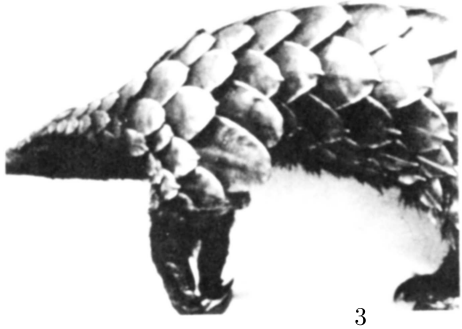
Согласно Ротэну и Пьерански [675], коллоидные кристаллы представляют собой весьма наглядную модель реальных кристаллов в ином масштабе. Вирус табачной мозаики (рис. 10.5(3)), проанализированный ботаником Эриксоном с помощью филлотаксисных методов, является коллоидным кристаллом. Этот термин охватывает как химические (органические и неорганические), так и биологические компоненты. Коллоидный кристалл имеет промежуточные между микроскопическими и макроскопическими размеры. С геометрической точки зрения, нет никакого различия между вирусом,



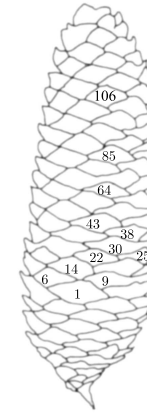
1



2



3



4

Рис. 11.1. (1) Чешуйки на семени асклепиады. Это растение также называется домптевенин (венин, или веном — яд животного происхождения, особенно змеиный), потому что прежде оно считалось противоядием. (2) Чешуйки на змеиной коже. (3) Ящер. (4) Шишка ели *Picea excelsa* с филлотаксисом (5, 8) ((1), (2) и (3) — Стивенс [794].)

куском опала и шариком латекса; все они являются коллоидными кристаллами, имеющими компактную упаковку сфер. По аналогии с коллоидными кристаллами, филлотаксисные паттерны обусловлены эффективностью упа-

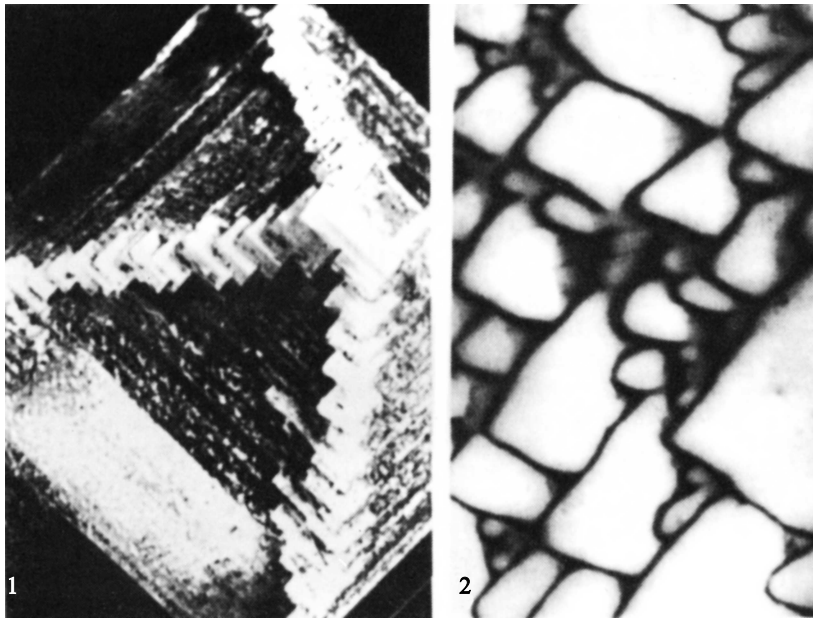


Рис. 11.2. (1) Кристалл галита. (2) Поверхность раковины моллюска (Лима-де-Фария [467].)

ковки структурных единиц, а протоплазма апекса может рассматриваться как масса жидкой коллоидной плазмы.

Хотя кристаллографическое ограничение заключается в отсутствии пятиугольной симметрии в кристаллах, данный тип симметрии может наблюдаться в так называемых квазикристаллах. Действительно, микроскопическая структура быстро охлажденных металлических сплавов показывает пятикратную осевую симметрию. Кроме того, невозможно замостить плоскость, используя только формы, обладающие пятикратной симметрией. Но двумерный аналог квазикристаллов — мозаики Пенроуза — имеет такую симметрию. Интересно отметить, что в этой мозаике появляется золотое сечение τ. Мозаика образована параллелограммами двух типов, и в бесконечной мозаике Пенроуза отношение числа плиток этих двух типов равно τ (Нельсон [562]).

Фридман [227] сравнивает образование филлотаксисных паттернов с моделью конформации полимеров. Фридман показывает интересные ана-

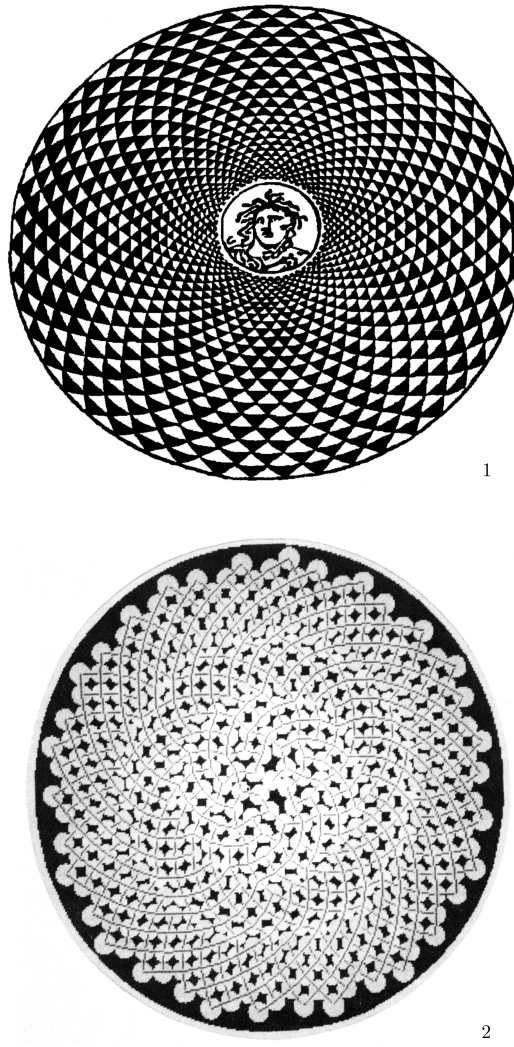


Рис. 11.3. (1) Мозаика из Римского национального музея. (2) Четырехцветный «ковер Фибоначчи» ботаника Р. Ф. Уильямса. Во внешней зоне наблюдается «филлотаксис» (34, 55), в средней зоне — (34, 21) и во внутренней зоне — (13, 21)

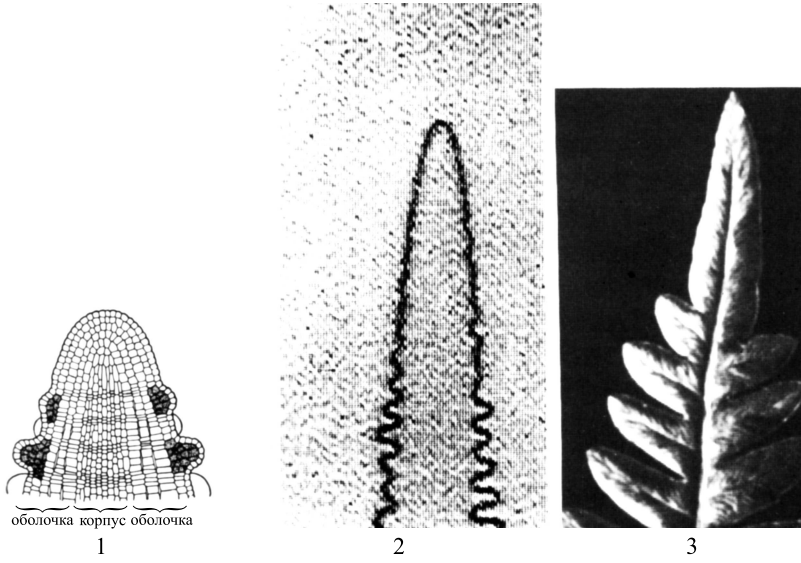


Рис. 11.4. (1) Продольный срез параболического апекса побега *Hippuris vulgaris* с развивающимися лиственными примордиями. (Фон Денффер [169].) (2) Кристалл нашатырного спирта, растущий дентритным способом с параболической скоростью. (Савада и Хоньо [713].) (3) Кончик листа *Pteridium aquilinum*, широко распространенного папоротника (Новак [570].)

логии между расположением примордиев растений и молекулярными паттернами, в частности на примере полимерных цепочек. Некоторые био- и неорганические полимеры обладают спиральной конформацией основной цепочки макромолекулы, подобной винтовому расположению примордиев вокруг стебля растения, в то время как другие имеют неспиральную конфигурацию. Некоторые полимеры могут показать более одного типа симметрии в пределах одной макромолекулы, по аналогии с растениями, которые показывают переходы между филлотаксисными паттернами. Таким образом, акропетальное влияние, которое может управлять филлотаксисом растения, очевидно, имеет химический эквивалент; замещающие атомы основной цепочки стремятся максимизировать расстояние между собой за счет отталкивающих сил между парами электронов.

Фридман особое внимание уделяет случаю чередующейся тримерии (кольцо с тремя элементами) в строении олеандра (чередующиеся коль-

ца), имеющего интригующее подобие с параллельно-чередующейся конформацией молекулы этана. Затемненная конформация, соответствующая совмещенным кольцам на растениях, является неблагоприятной структурой в полимерах. Это связано с вращательным барьером, который препятствует вращению двух метиловых групп молекулы этана (C_2H_6) друг относительно друга вокруг С–С связи, от одной параллельно-чередующейся конформации до другой, через затемненное состояние. Фридман предполагает, что этот барьер в полимерах вызван силами отталкивания между водородными атомами, что аналогично моделям филлотаксиса, которые предполагают отталкивающее влияние между примордиями. Фридман приходит к заключению, что факторы, управляющие наличием симметрии у растений и в полимерах, подобны во многих отношениях.

11.2.3. Свойства пространства и времени

Псевдофиллотаксисные паттерны часто встречаются в паттерне облачного покрова Земли, в особенности в ураганных облачных полосах, как подчеркивает Сельвам [745, 746]. Ею разработана ячеечная динамическая системная модель атмосферных потоков, которая позволяет прогнозировать паттерн спирального закручивания с равным золотому сечению числом кручения на основе механики атмосферных потоков, подобной квантовой. Такие логарифмические спиральные паттерны — характерные признаки детерминированного хаоса, указывающие на пространственно-временные взаимосвязи в крупном пространственном масштабе. Сельвам обратила мое внимание (беседа в октябре 1992) на обложку журнала «Погода» (№ 37 (12), 1982), на которой изображены «цветы инея», имеющие поразительное сходство с реальными цветами. Эти «цветы» сформировались на поверхности гравия после сильного ночного мороза и при дневных температурах значительно ниже нуля по шкале Цельсия.

Вездесущие свойства пространства и времени играют определяющую роль в формировании структуры и упорядочении материи и энергии. Из теории Эйнштейна мы знаем об управлении, осуществляемом искривленным пространством. Паттерны и функции, изучаемые в филлотаксисе, могут в основе своей быть проявлениями фундаментальных свойств пространства и времени. Позвольте привести пример того, как пространство, время и соответствующие ограничения могут создавать паттерны. На рис. 11.5 изображен паттерн в центре декоративного колпака (приблизительно 8 см в диаметре) на одном из колес моего автомобиля. На всех четырех колпаках с рисунком в виде пчелиных сот, образовались одинаковые паттерны. Они «выросли» за три часа под воздействием турбулентности, центробеж-

ных сил, скорости ветра, температуры и прочих факторов, обусловленных вращением колес, когда мой автомобиль со скоростью 120 км/час проехал более 300 км по шоссе, покрытому тонким слоем тающего снега. По своему строению эти паттерны поразительно схожи с цветами маргаритки — в них можно увидеть «соцветие», круглые «цветочки» (бугорки) в «соцветии» и лучевидные «лепестки».

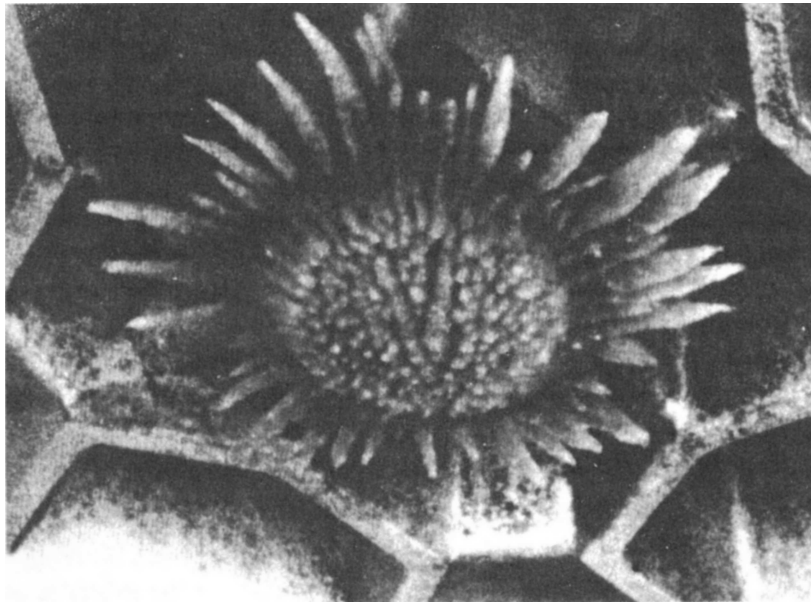


Рис. 11.5. «Зимняя маргаритка». Время, пространство, турбулентность, центробежные силы, тающий снег на дороге, скорость и соответствующие атмосферные условия произвели структуру, подобную маргаритке, на колпаках колес моего автомобиля. Буква «V» в центре фигуры символизирует, вероятно, торжество интеллекта природы

В своей теории равных потенциалов Черч [114] полагал, что соцветие представляет собой картину силовых линий. Согласно Черчу, новые центры бокового роста закладываются в точках пересечения парастих, идущих вдоль путей распределения равного потенциала роста, который может быть сопоставлен с силовыми линиями. В разделе 6.2.2 упоминались резонирующие металлические листы, на которых образуются силовые линии, имитирующие перекрест.

Если среди объектов разнообразного химического состава наблюдается изоморфизм структур, то, несомненно, «существует общий химический знаменатель, который не всегда очевиден. Это может быть радикал, либо атомная или электронная конфигурация, лежащие в основе наблюдаемого изоморфизма. Одинаково важными могут быть давление и температура, а также газовая или жидкостная среды, обеспечивающие рост материалов. Урок, который следует усвоить, заключается в том, что стремление рассматривать такие подобия как случайные явления, диковинки или простые аналогии проистекает, главным образом, от незнания физических и химических процессов, лежащих в их основе» (Лима-де-Фария [467]).

Процессы ветвления и гномонический рост являются примерами проявлений свойств пространства и времени и древнейшими формами роста. Их особая важность подчеркивается в следующем разделе. В результате таких процессов образуются паттерны, имеющие специфические функции. Изоморфизм означает изофункционализм — так же, как материя, согласно хорошо известному закону Эйнштейна, означает энергию.

11.3. Филлотаксисный изофункционализм

11.3.1. Процессы ветвления

Вместе с вопросом о происхождении филлотаксисных паттернов у высших растений естественно возникает вопрос о существовании отдаленных механизмов, ответственных за возникновение этих паттернов. Ответ на первый вопрос следует искать в гномоническом росте и в процессах ветвления — двух механизмах, весьма распространенных на всех уровнях эволюции. Для того чтобы объяснить филлотаксисные механизмы у высших растений, мы должны осознать то, что в настоящее время мы пытаемся обнаружить изначально существовавшие примитивные и простые законы роста, усложненные последующим развитием. Процессы ветвления — общий знаменатель для многих подобий, которые мы начали рассматривать в главе 3, где было показано, что скелеты филлотаксисных паттернов представляют собой древовидные структуры, названные мною иерархиями управления. Тот же тип древовидных структур обнаруживается, например, в разветвленных структурах морских водорослей, а также в структурах химических веществ, минералов или систем притоков рек.

Рассмотрим сеть притоков реки, изображенную на рис. 11.6(1). Когда встречаются два притока одного порядка i или различного порядка j и i, где $j > i$, — результирующий порядок, соответственно, равен $i + 1$ или j; все начала притоков обозначены порядковым номером 1 (это называется упо-

рядочением разветвленной структуры Страхлера). Параметр m на рисунке означает наивысший порядок, то есть порядок главного потока, получаемого с применением вышеупомянутых правил. Значительная доля таких сетей — сети Фибоначчи, где число притоков порядка 1, обозначаемое как N_1, равно F_k для определенного k. В нашем примере $k = 6$, учитывая, что $N_1 = 8$ — шестое число Фибоначчи. Граф такой сети Фибоначчи, изображенный на рис. 11.6(2) и полученный на основе топологического метода Страхлера, является, по сути, схемой соцветия *Cephalaria* (рис. 3.2(2)) или бурой морской водоросли (рис. 3.7(2)). Если N_i представляет число притоков порядка i, то можно доказать, что $N_{i+1}/N_i \approx \tau^{-2}$, то есть приблизительно равно углу Фибоначчи в ботанике.

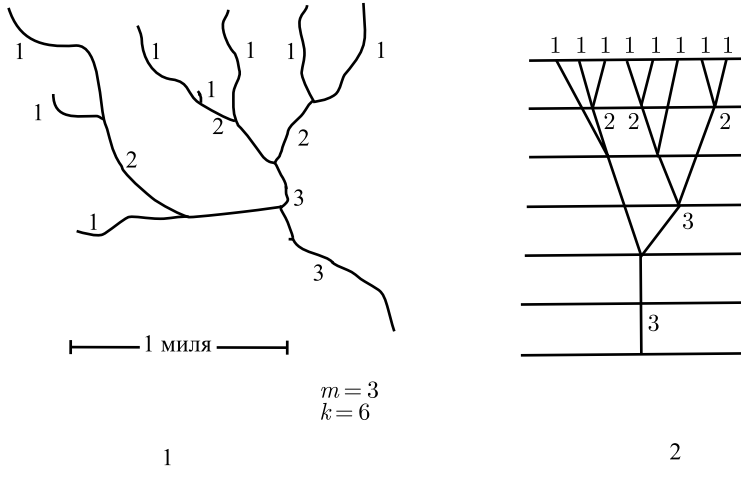


Рис. 11.6. (1) Притоки ручья в штате Южная Каролина. (Шарп [750].) (2) Граф того же ручья (Шарп [751].)

Рассматривая в главе 3 теломную теорию Циммермана, мы встретились с *Rhynia* и *Psilophytales*, которые являются одними из самых древних известных наземных растений (см. рис. 3.6), у которых наблюдаются разветвления. Растения порядка *Psilophytales* в своей общей морфологии все еще весьма близко напоминают дихотомически разветвленные талломы многих из более высокоорганизованных бурых морских водорослей (рис. 11.7(4)). Последняя же показывает сродство с растениями порядка *Chrysomonadales* (рис. 11.7(3)). Принято полагать, что водорослевый предок *Pteridophyta* бу-

дет найден в семействе *Chlorophyceae* (зеленые морские водоросли), среди таких его представителей, как *Ulotrix* и *Cladophora* (рис. 11.7(1) и 11.7(2)). Если учесть, что такая склонность к ветвлению уже существует на уровне элементарного неорганического материала (рис. 11.7(5)), то можно представить некий физический детерминант, вызвавший процесс ветвления у растений.

11.3.2. Гномонический рост

В строении раковины очень древнего моллюска, называемого *Nautilus pompilius*, гномонический рост производит красивую логарифмическую спираль посредством постоянного добавления нового материала на открытом конце раковины, на основании одного и того же закона аккреции. Как указывал д'Арси Томпсон [815], мы не можем себе представить никакого более простого закона роста — простейшего из законов, которым природа стремится следовать, — чем наблюдаемый в росте раковины *Nautilus*, которая расширяется и удлиняется в одних и тех же неизменных пропорциях. В результате раковина или организм, увеличиваясь в размерах, сохраняют неизменную форму; это пример постоянного подобия формы. Это в точности отражает то, что буквально означает симметрия, ядро математики, — повторение одних и тех же пропорций. Это способ, которым растут кристаллы; он называется аккреционным, или аддитивным, или гномоническим ростом. Такой способ роста возникает вследствие единственного градиента роста и присутствует на всех уровнях эволюции — точно так же, как спиральность раковины.

Гномон может быть как геометрическим, так и численным. Геометрический гномон — элементарная структура, которая на каждом шаге повторяет себя, основываясь на критерии ближайшего подобия, и является структурным элементом целого. Аристотель определил гномон как любую фигуру, которая, будучи добавленной к абсолютно любой фигуре, дает в результате фигуру, подобную себе самой. В качестве примера геометрического гномона рассмотрим прямоугольник со сторонами длиной $m - n$ и n, где $n < m$. Добавим квадрат (гномон) со сторонами длиной n, как показано на рис. 11.8, а затем, с той же стороны, квадрат со сторонами длиной m, и так далее в соответствии с последовательностью типа Фибоначчи $\langle m - -n, n, m, m+n, 2m+n, \ldots\rangle$. Легко доказать, что отношение сторон каждого прямоугольника приблизительно равно золотому сечению τ, и по мере того, как мы проходим последовательность, это отношение становится ближе к τ. Из этого следует, что прямоугольники становятся ближе к золотому прямоугольнику, стороны которого находятся точно в отношении $\tau/1$. Соединяя

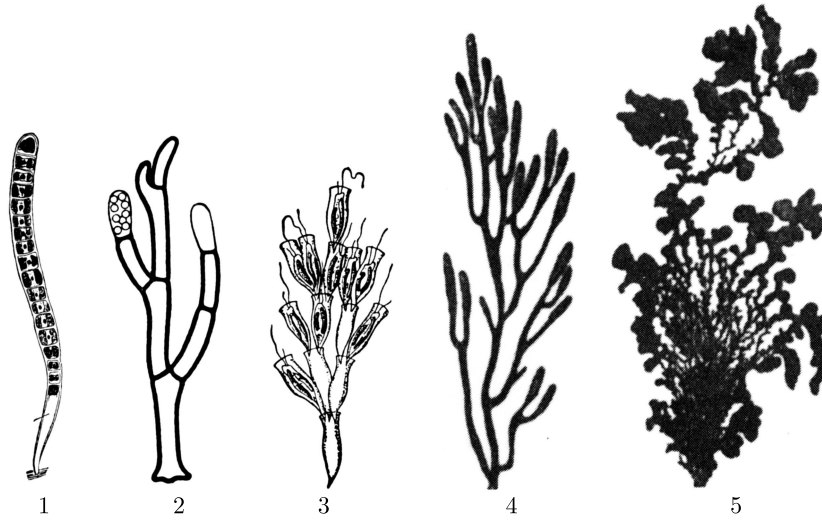


Рис. 11.7. (1) Молодая нить зеленой морской водоросли *Ulotrix*. (2) Схематическое представление зеленой морской водоросли *Cladophora*. (3) *Dinobryon* — представитель порядка *Chrysomonodales*. (4) *Fucus bifurcatus*. (5) Естественный медный дендрит ((1), (2) и (3) — Фон Денффер [169]; (4) и (5) — Лима-де-Фария [467].)

вершины x, y, z, w, u, и т. д. (рис. 11.8) соответствующим способом, мы начинаем образовывать логарифмическую спираль — основу постоянного подобия формы.

Равнобедренный треугольник (Δ) с двумя углами $\pi/5$ (36°) представляет собой гномон равнобедренного треугольника с двумя углами $2\pi/5$ (72°, золотой треугольник), и наоборот. Например, рассматривая рис. 1.8 и золотой треугольник ONF, мы видим, что

$$\Delta ONF + \Delta NFJ = \Delta FOJ \text{ (золотой треугольник)},$$
$$\Delta FOJ + \Delta OJH = \Delta JFH \text{ (золотой треугольник)},$$
$$\Delta JFH + \Delta FHA = \Delta HAJ \text{ (золотой треугольник)}.$$

Определение численного гномона включает случай чисел, которые рассматриваются геометрически. Численный гномон — правило или алгоритм, по которому число в структуре приближенно воспроизводится снова и снова. Древние народы определили его как величину, которую нужно добавить

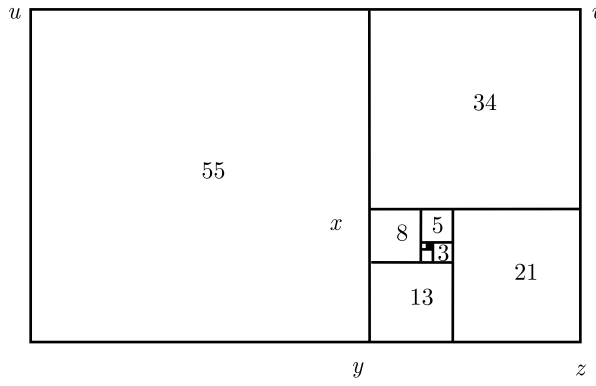


Рис. 11.8. Гномон, основанный на квадратах со сторонами последовательных длин $1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, \ldots$ образует квазиподобные прямоугольники, приближающиеся к золотым

к некоторому количеству, чтобы получить подобное количество. Таким образом, $2k + 1$ — гномон k^2, учитывая, что $k^2 + 2k + 1 = (k + 1)^2$.

Модель Ван дер Линдена (раздел 3.4) основывается на представлении о гномоническом росте. В этой модели используется геометрический гномон, изображенный на рис. 3.11. Модель предполагает единство структуры между двумя процессами роста: гномонического и ветвления. Одним из уникальных свойств этой модели является то, что она не требует обычно используемого угла расхождения d и пластохронного отношения R (точно так же, как модель Бурсилла и Сюйдуна [91], которая уже упоминалась в разделе 3.5.1). Как было показано в главе 5, оба эти параметра, вместе с филлотаксисом системы, являются самыми важными параметрами, требующими определения при рассмотрении практической проблемы идентификации и описания паттерна. Но проблема образования паттернов отличается от проблемы распознавания паттернов. Свойства таких моделей показательны в том отношении, что модели, использующие d и R, вводят слишком жесткие ограничения, препятствующие полному проявлению таких фундаментальных природных процессов, как гномонический рост и ритмическое ветвление.

Грин [268] описал механизм Унгара, названный алгоритмом удлинения секущих, как «простой многоугольный аналог филлотаксиса $\langle \ldots \rangle$, имеющий главные признаки филлотаксиса». Данный механизм основан на золотом треугольнике. Чтобы разобраться в этом механизме, снова обратимся

к рис. 1.8. Золотой треугольник BDE считается рассматриваемым сверху апексом, эквивалентным горизонтальной проекции меристемы. Его стороны имеют длины 1, 1 и $1/\tau$. В этом треугольнике сечение образовано секущей DF, так что $r = BF = 1/\tau$, то есть «золотому сечению». Это сечение разграничивает лист; ΔDFE (золотой треугольник) считается недавно сформированным листом или новым придатком. Апекс растет так, что когда DF увеличивается в размере до DA, формируется новый золотой треугольник (новый апекс) ΔBDA. Новый апекс аналогичен исходному, повернутому на угол 144° (эквивалент угла расхождения). Этот процесс квалифицируется как самоподобный, а самоподобие, как говорят, связано с самостабилизацией. Если вместо золотого сечения $r = 1/\tau$ стороны BF выбираются другие значения r, то происходит дрейф размера апекса в сторону 0 или бесконечности, что ведет к потере стабильности. Напротив, если r равно $1/\tau$, то многократное применение этой операции к любому исходному треугольнику в конечном счете даст золотой треугольник; собственное значение матричного преобразования стремится к 1.

Гудал [258] рассматривал последовательность форм на карте треугольников, построенных по алгоритму удлинения секущих, и предложил анализ собственной формы упомянутой карты с наглядным графическим представлением случаев совпадения с собственной формой. Форма треугольника изображается точкой на комплексной плоскости, а собственные формы — фиксированными точками отражения, образуемыми инверсией в окружности. Карта алгоритма удлинения секущих эквивалентна матрице третьего порядка, описывающей комплексный вектор. Путем развития такой карты можно воспроизвести любую спиральную систему с расхождением более 120°. Двурядность и перекрест считаются частными случаями спиральных систем. Механизм не демонстрирует превосходство угла Фибоначчи или какой-либо дополнительной последовательности.

Описываемая в главе 9 τ-модель использует численный гномон, устанавливаемый по принципу минимальности. Для каждого целого числа m модель определяет такое целое число n, что $(m/n)(1/\tau)$ является ближайшим к 1, и начальное расположение первых m примордиев; то есть филлотаксис такой системы равен $(m - n, n)$. После того, как начальная конфигурация устанавливается в пластохроне m, запускается ритм гномонического роста. Динамический процесс замещается детерминированным, и система растет по последовательности типа Фибоначчи $\langle m-n, n, m, m+ + n, 2m + n, \ldots\rangle$. Если, например, $m = F_k$ и $n = F_{k-1}$, то чтобы получить из $m/n\tau$ величину $(m + n)/m\tau$, требуется всего лишь добавить к $m/n\tau$ гномон $(-1)^k/mn\tau$, с учетом того, что $(Fk)^2 - F_{k-1}F_{k+1} = (-1)^{k-1}$. В мо-

дели, упоминаемой в главе 6, числа m и n узлов на двух последовательных уровнях такие, что $(m/n)(1/\tau)$ приближается к единице.

11.4. Уровни организации и слои моделей

Если мы стремимся понять происхождение примордиальных паттернов на растениях, мы должны осознать, что они представляют собой продукт всеобщей эволюции, которая выстроила иерархическую организацию вселенной от кварков до атомов молекул, макромолекул, органомолекул клеток, примордиев, популяций растений, экосистем и т. д. Такой тип иерархии или многоуровневой системы, называемой **композиционной иерархией** и образованной вложенными объектами, является одним из предметов изучения общей теории систем (например, Мезаровик, Мако и Такахара [538]; Патти [584]; Зальте [695]; Оже [19, 20]).

Филлотаксисные паттерны можно изучать, рассматривая композиционную иерархию, частью которой они являются. Ниже дано элементарное описание интересующих нас смежных уровней такой иерархии.

Уровень 1: группа клеток в цитоплазматической (протоплазматической) массе, или фрагмобластема, активность которой поднимает примордии к органогенной зоне апекса (см. рис. 11.9).

Уровень 2: группа примордиев растения, активность роста которых приводит к образованию примордиальных паттернов.

Уровень 3: группа примордиальных паттернов, функции которых служат и происходят от внутренней физиологии и внешней окружающей среды.

Уровень 4: популяции растений в экосистемах.

Иерархии, использовавшиеся для представления филлотаксисных паттернов (глава 3), — **иерархии управления**, обеспечивающие *сопряжение* (*интерфейс*) *между уровнями* 2 *и* 3 *композиционной иерархии*, в которую феномен филлотаксиса вложен.

Атомы образуют молекулы, а примордии образуют паттерны. Обычно утверждается, что примордиальные паттерны предназначены для увеличения доступа света к каждому листу, цветочку, и т. д., максимизации поглощения световой энергии растением, облегчения транспирации и транспорта веществ в растениях. Филлотаксисные паттерны, таким образом, являются решениями задач оптимальности, предложенными природой. Высшие

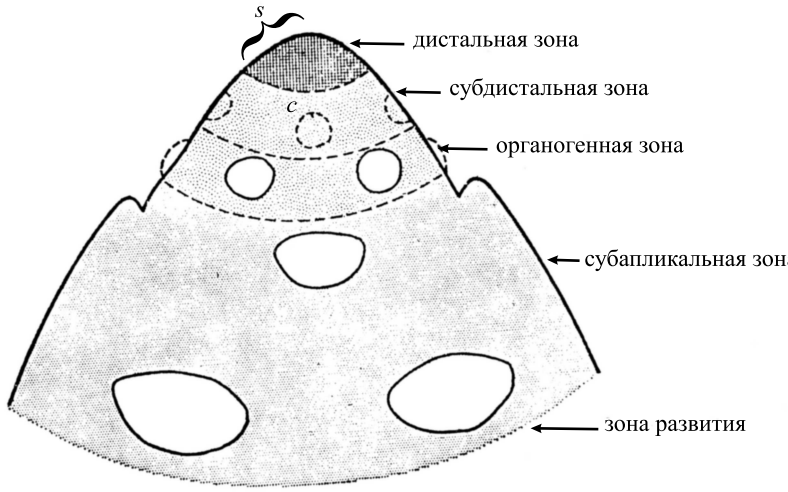


Рис. 11.9. Апикальная меристема растения. Примордии закладываются в субдистальной зоне и наблюдаются в органогенной зоне. По мере того как дистальная зона перемещается вверх благодаря росту, примордии увеличиваются в размере в субапикальной зоне (Уордлоу [869]).

растения эволюционировали под воздействием опылителей. Например, соцветие подсолнуха представляет собой сообщество маленьких цветов, формирующих спиральные паттерны, которые, как было показано, особенно привлекательны для опылителей (см. Леппик [458]). Следовательно, насекомые могут опылить большее количество цветов за меньший промежуток времени, и, таким образом, растения максимально повышают вероятность выживания вида. Существование примордиальных паттернов на растениях оказывает воздействие на верхние уровни композиционной иерархии; попытка разобраться в этих воздействиях влечет за собой погружение в функциональные аспекты филлотаксиса.

Ясно, что совокупность объектов, формирующих паттерны, обладает свойствами, отличными от суммы свойств этих объектов и превосходящими каждый объект. Даже если бы мы знали все о примордиях и органах (описание элементов и их функций на уровнях 1 и 2 — задача, прежде всего, ботаники), мы не знали бы ничего об их паттернах на уровне 3 (описание и моделирование уровня 3 — это, в основном, задача математика). Структуры на уровне 3 обеспечивают функции, жизненно необходимые для видов, —

функции, которые появляются только в целой группе органов. Филлотаксис, таким образом, является задачей координации, или сопряжения, то есть задачей определения взаимодействия между органами (уровень 2) и их паттернами (уровень 3), предназначенными для обеспечения жизненных функций растений, имеющих внутреннюю (уровень 1) и внешнюю (уровень 4) среды. Эволюция материи, предшествовавшая появлению жизни, произвела внутреннюю среду, так что более низкие уровни оказывают влияние на верхние уровни. Но есть также влияние верхних уровней на нижние — так же, как в человеческих организациях президент (координатор) определяет или влияет на деятельность структурных единиц в подуровнях и отвечает за результат их работы. Существует глубокое взаимопроникновение организма и окружающей среды (Левонтин, Роуз и Камин [465]).

В физике понимание бесконечно малого основывается на понимании бесконечно большого (Хокинг [316]). В филлотаксисе продвижение от верхних уровней к нижним подразумевает априорное, интуитивное, индуктивное понимание целой системы. Располагая теориями объяснительного типа, мы более не будем беспомощны и бессильны при столкновении с *появлением новых свойств при аггрегации структурирных единиц*. Патти [584] писал, что «подчинение более низких уровней коллективизирующими верхними уровнями — сущность иерархического управления». Но это подчинение исходит, как было показано ранее, также и от более низких уровней, поскольку биологическая эволюция является заложником предыдущих эволюций. В случае композиционной иерархии было бы трудно сказать, кто у кого находится в подчинении.

Когда феномен филлотаксиса рассматривается от нижних уровней иерархии к верхним, разработчик модели пытается представить механизм, действующий в протоплазматической массе или внутренней среде. Но каким образом можно объяснить уровень 3 с позиций уровня 1, если агрегат примордиев на уровне 3, называемый примордиальным паттерном, имеет свойства, отсутствующие на уровнях 1 и 2? Феномен появления новых свойств, присущий живым системам, показывает, что область поиска, сосредоточенная только на нижних уровнях иерархии, явно слишком узка. Лучшее объяснение филлотаксиса становится возможным, когда оба слоя моделей (от нижних к верхним и от верхних к нижним уровням) объединяются, чтобы восстановить целую систему. Модель главы 6 рассматривает уровни от верхних к нижним, но основывается на иерархиях управления, начинающихся с нижних уровней. Модель обусловливается как внешней, так и внутренней средами. Целая вселенная проявляет свою активность в отдельно взятом феномене филлотаксиса. Банальность, гласящая, что целое заключается в части, все еще верна, и данное утверждение находится

в согласии с представлением об эволюции, называемом теорией автоэволюции, — точкой зрения, радикально отличающейся от неодарвинизма.

11.5. Универсальная методология изучения филлотаксиса

11.5.1. Принципы теории автоэволюции

Гомологии между формами и функциями растений, животных и минералов, ранее упоминаемые мною для того, чтобы подчеркнуть примеры подобия с филлотаксисными паттернами, многим могут показаться странными. Это вызвано лишь тем, что данные гомологии находятся далеко за пределами образа мыслей, берущего начало, как правило, из дарвинизма и неодарвинизма. Для теории автоэволюции появление биологических паттернов полностью обусловлено и направлено по определенному руслу автономной эволюцией элементарных частиц (от кварков и лептонов), химических элементов (от водорода) и минералов (семь кристаллографических систем), оставившей, соответственно, *физические, химические и кристаллографические отпечатки* в биологической эволюции. Биологические формы уже присутствуют в минералах и произошли из них посредством имитации структур, подобных атомным и молекулярным.

Автоэволюция — слово, введенное Лима-де-Фарией [467] для описания феномена преобразования, который присущ структуре вещества и энергии и который последовательно произвел и направил по определенному руслу преобразование биологических процессов. Интерпретацию этого феномена называют **теорией автоэволюции**. «Прямым следствием автоэволюции было появление форм и функций, которые были получены и созданы с учетом исходных свойств материи и энергии. Обязательным следствием автоэволюции было появление изоморфизма и изофункционализма». Согласно одной из центральных идей в революционной книге Лима-де-Фарии, каждый биологический паттерн и каждая биологическая функция имеют предшествующие аналогии в неорганическом мире. И хотя Лима-де-Фария — генетик, он верит в то, что формы и функции в биологии не были созданы генами и хромосомами. В качестве иллюстрации этого утверждения мы увидели (например, в разделе 8.3.1), что филлотаксис управляется генетическими факторами лишь опосредованно. В неодарвинизме ген, как правило, считается всесильным, а все то, что существовало до него, считается несущественным для эволюции.

Патти [580] «верит, что все молекулы в живой клетке строго подчиняются законам нормальной физики и химии». Моровиц [549] предполагает, что «биология суть проявление законов физики и химии, действующих в со-

ответствующей системе при соответствующих ограничениях». В контексте теории автоэволюции эти очевидно редукционистские взгляды означали бы, что живые организмы были вылеплены в ходе различных эволюций, предшествовавших появлению клеток, и ничто не является существенно новым на биологическом уровне, каждый уровень вводит новшества только путем новых комбинаций имеющихся компонентов. В дарвинизме же, напротив, биологическая эволюция состоит из абсолютно новых форм, не существовавших ранее.

Принцип теории автоэволюции заключается в том, что «самосборка является автоматической и иерархической, она происходит на всех уровнях, от элементарных частиц до организмов, — это очевидное следствие автоэволюции, феномен со строгой физико-химической основой, обнаруживающей порядок и иерархию в самоорганизации» (Лима-де-Фария [467]). Очевидно, что клетки и организмы нельзя считать механизмами лишь на том основании, что они построены по принципу самосборки, где каждая молекула и каждая клетка распознает другие и непосредственно связана с целой структурой. В связи с этим принципом Моровиц [549] показывает, что стремление к организации — весьма общее свойство определенного класса физических систем, во многом не зависящее от жизненных процессов. Системы имеют самопроизвольную тенденцию к самоорганизации по иерархическому принципу. Согласно дарвинизму, именно случайность и отбор — а не атомный порядок и иерархия — привели к организации.

Основной вывод из теории автоэволюции — то, что в природе никакой порядок, никакая форма и никакая функция не возникают и не теряются; они только преобразуются путем комбинаций. Порядок может появиться только из порядка. Прогресс молекулярной биологии показывает, что гены действуют, скорее, как объекты, введенные эволюцией для того, чтобы зафиксировать успешное направление догенетических эволюций. По теории автоэволюции, гены ввели управляемое повторение определенной структуры, дополнительный порядок путем точного местоположения в органелле и огромную скорость закрепления изменений. Если допустить, что появление последовательности Фибоначчи у растений есть следствие эволюций, предшествовавших биологической, то необходимо объяснить, почему эта последовательность встречается в ботанике намного чаще, чем в других областях естествознания.

11.5.2. Теория автоэволюции и неодарвинизм

Цель третьей части этой книги состоит не в том, чтобы глубоко вдаваться в трудности, споры и философские проблемы, поднимаемые неодар-

винизмом. Заинтересованный читатель может обратиться, например, к работам Соубера [786], Депью и Вебера [170], а также Хо и Фокса [341]. Теория автоэволюции рассматривается лишь в качестве дополнения к номотетике Мейена и как дополнительная концепция эволюции, способная обеспечить проникновение в проблемы филлотаксиса.

По моему мнению, теория автоэволюции избегает умозрительных ловушек, создающих ложные проблемы. Одна из таких ловушек заключается в жесткой дихотомии биологических доктрин структуралистов и функционалистов. (Для знакомства с функциональной и структуралистской биологической философией можно обратиться, например, к книгам Ламбера и Хьюгеса [443], а также Сэттлера [707]). В теории автоэволюции форма означает функцию, процесс, и наоборот. Для Сэттлера [708] каждая форма представляет собой комбинацию процессов. В таком случае нет больше никакой дихотомии — есть только два аспекта, которые необходимо учитывать. Теория автоэволюции есть своеобразный взгляд на эволюцию, свободный от погружения в проблемы, произведенные редукционистской и организменной теориями. Патти [583] представляет дихотомию следующим образом: «мы наблюдаем живую материю, развивающую иерархии, обладающие коллективным порядком, и неживую материю, развивающую коллективный беспорядок».

Новый контекст, установленный в филлотаксисе взаимосвязями, развивающимися в совокупностях примордиев, не встречается в разобранных на отдельные компоненты структурах примордиев, хотя растения подчиняются физико-химическим законам при неотъемлемости физической и химической эволюций в органической материи, порядок которой должен проистекать из порядка неживой материи. Филлотаксисные паттерны не могут появиться из хаоса, понимаемого в обычном смысле как смешение, беспорядок или война между элементами, но могут появиться из хаоса, понимаемого в смысле действительности, ждущей своего проявления.

Патти [584] заметил, что «теория эволюции (мы понимаем — неодарвинизм) испытывает недостаток в независимом критерии пригодности (отбор), без которого она имеет весьма низкую прогностическую ценность». Для сторонников автоэволюции неодарвинизм не обладает методами для прогнозирования появления новых видов. Кроме того, согласно дарвинизму, организмы существуют по милости окружающей среды благодаря отбору, тогда как в теории автоэволюции каждый уровень организации жизни интегрирован с окружающей средой и противодействует ей, и такое противодействие растет с ходом эволюции.

Учитывая то, что количество различных толкований дарвинизма едва ли не равно числу авторов-дарвинистов, а в рядах представителей неодарви-

низма не наблюдается особого согласия, теория автоэволюции отказывается от понятий отбора и случая. К основным направлениям автоэволюционистов в критике дарвинизма можно отнести следующие.

«Отбор и случай — трясина понятий, слова, покрывающие незнание; они должны быть выброшены из теории эволюции. Употребление понятия отбора на молекулярном уровне равносильно введению элемента мистики, данный термин абсолютно чужд точным наукам. Эти понятия были опиумом для биологов в течение более ста лет. Одна из главных причин, по которой дарвинизм так прочно укоренился в наших умах, заключается в том, что он полностью удовлетворял викторианскую эпоху и точно так же продолжает служить идеалам нашего индустриального общества. Объяснение эволюции должно основываться на физических факторах и на химических компонентах организмов, но не на родстве популяций» (Лима-де-Фария [467]). «Дарвин всего лишь перевел популярные идеи английской политики на язык естествознания» (Радл [619]).

Каково бы ни было значение этих полемических заявлений, «молекулярный анализ неизбежно ведет к заключению, что жизнь не имеет начала; это процесс, присущий самой структуре вселенной» (Лима-де-Фария [467]). Жизнь — это феномен, который появился задолго до эволюции биологических организмов. Ясно, что филлотаксис, будучи проявлением жизни, не откроет нам свои тайны, если мы не вырвемся наконец за пределы замкнутых орбит мышления, определяемых такими понятиями, как диффузия и контактное давление.

Глава 12

Новые направления поиска

12.1. Ранние неудовлетворительные гипотезы

12.1.1. Химические гипотезы

Во введении ко второй части книги были перечислены основные филлотаксисные гипотезы. Швабе [740] приводит список примерно из 30 подобных гипотез. Стивс и Сассекс [790] дают описание ранних филлотаксисных гипотез, таких как гипотеза Сноу [767] о первом свободном пространстве, разработанная на основе хирургических экспериментов на *Lupinus albus*, гипотеза Уордлоу [857] о физиологическом поле, основанная на работе Шоута [724] и развитая затем в ходе экспериментов на *Dryopteris* (папоротник), а также гипотеза Плантефола [602, 604] о лиственных винтовых линиях.

В попытках воспроизвести разнообразные варианты расположения придатков побегов на основании некоторых допущений, относящихся к механизму, активному на комплексной апикальной поверхности, были сформулированы многочисленные математические модели. Успешное моделирование некоторых типов спирального филлотаксиса было получено, главным образом, для паттернов, представленных главной последовательностью, но иногда — только с несколькими первыми членами этой последовательности. Как правило, моделирование заключается в продолжении алгоритмичного воспроизводства паттерна, уже содержащего несколько примордиев и введенного разработчиком модели в компьютер.

Стивс и Сассекс [790] представляют теорию поля как самую правдоподобную гипотезу, способную объяснить размещение листовых примордиев в винтовом филлотаксисе. Поля обычно описываются в терминах производства ингибирующих веществ или в терминах экстракции нутриентов. Мейсенхеймер [524] работал с *Epilobium hirsutum*, чтобы проверить свою рабочую гипотезу о том, что индуцированые ауксином реакции градиента роста являются источником филлотаксисного управления у этого вида. Мейсенхеймер установил, что «окончательное принятие или отклонение гипотезы об ингибиторе ожидает накопления фактов $\langle \ldots \rangle$ признано, что

гипотеза об ауксине, вероятно, уж слишком проста, чтобы соответствовать биологической действительности».

Швабе и Клуэр [741] подчеркивают, что, «основываясь на одной и той же теории и допущении, ни одна из схем не смогла дать четкого объяснения ни кольцевых, ни спиральных паттернов». Они отвергают все остальные теории химического поля и утверждают, что их компьютерная модель, в которой постулируется химический ингибитор или морфоген и за основу берется механизм диффузии, способна объяснить как кольцевой, так и спиральный филлотаксис, наблюдаемый в одной и той же системе, переходы между различными системами и даже ложные кольца (когда не все примордии в кольце закладываются одновременно). Моделирование показывает, что варьирование параметров позволяет производить переходы между кольцевыми, спиральными, перекрестными и двурядными паттернами. Но оно предусматривает работу только с главной последовательностью и с углами расхождения в диапазоне 135°–145°. Модель не охватывает ни дополнительные, ни побочные последовательности. Авторы не учли также случай совмещенных колец. Согласно Рутихаузеру и Сэттлеру [687], сравнительные исследования, проводимые различными ботаниками, показали противоречия в обобщениях Швабе и Клуэра. В частности, одно из допущений, принятых в их модели, состоит в том, что новые листовые примордии никогда не закладываются ниже или между существующими старшими примордиями. Это не всегда так.

Чепмен и Перри [108] отстаивают теорию ингибитора. Их идеи схожи с подходами Швабе и Клуэра, Вина и Линденмайера, но имеют некоторые важные отличия, необходимые для преодоления ограничений, обозначенных Чепменом и Перри. Одно из этих отличий — то, что расположение листа управляется изменением концентрации активатора. Кроме того, авторы полагают, что моделирование вместо того, чтобы начинаться со специфического паттерна роста, должно развивать спиральный филлотаксис из двурядной затравки. Начиная с двурядного паттерна, они наблюдали поразительное подобие между предсказанными ими значениями углов расхождения для последовательных листьев и значениями, наблюдаемыми Уильямсом [894] на сеянцах льна. При помощи разработанной ими модели Чепмен и Перри получили три группы углов расхождения — вблизи 100°, 135° и 180°. Авторы уверены, что им удастся получить и кольцевые паттерны.

Паттерны, описанные Сэттлером и Сингхом [712] у *Alismatales*, Лейнсом и Эрбаром [455] у *Asarum europaeum*, и паттерн, описанный Лейнсом и Швиталлой [456] у *Pereskia*, где пучковые примордии тычинок, кажется, находятся на полпути между чередованием и совмещением с внутренними членами околоцветника, отмечаются как противоречащие моделям,

основанным на гипотезе об ингибиторе. Для Лакруа и Сэттлера [440] механические теории не могут объяснить суперпозицию пяти тычинок и пяти чашелистиков, наблюдаемую у *Basella rubra*. Кроме того, они заявляют, что суперпозиция между членами околоцветника и тычинками наблюдается приблизительно в 13% всех семейств покрытосеменных. Даже расширенная диффузионная модель Торнли [817] терпит неудачу в случае совмещенных колец. Собственно, мы можем наблюдать общий скептицизм и неудовлетворенность, вызванные гипотезами о диффузии. Но случай суперпозиции, описанный для *Basella*, может быть просто случаем явно выраженных ортостих в спиральных системах; авторы действительно указывают, что нет никакого разрыва в филлотаксисе 2/5 (144°) и расхождение сохраняется по всему цветку. Но если это обычный случай спирального филлотаксиса, выражаемого последовательностью Фибоначчи, то что делать с упомянутыми 13%? Очевидно, в случае с *Basella* мы имеем ложные кольца. В случае с *Pereskia* мы можем наблюдать спиральную систему со слегка закрученными ортостихами — спирально-кольцевую систему, как на рис. 8.2(1).

Мало того, что гипотеза о диффузии ингибитора не подтверждается никакими данными; имеются еще и противоречащие ей данные. Диффузионные модели преуспели в демонстрации возможности существования гипотетических механизмов. Однако их фактическое действие подтвердить не удалось. В частности, до сих пор ничего не известно о существовании, природе и способе транспорта ингибитора, диффузия которого, предположительно, приводит к образованию филлотаксисных паттернов. Роль ауксина в определении паттернов все еще ожидает экспериментального подтверждения — и это после нескольких десятилетий, в течение которых этим гипотезам отдавалось явное предпочтение в различных кругах. Подобные модели, построенные на правиле Гофмейстера, согласно которому новые примордии должны закладываться как можно дальше от появившихся ранее (таким образом давая спиральные паттерны и чередующиеся кольца), опровергаются самим фактом существования совмещенных колец. Даже если рост, форма и положение молодых листьев зависят от химических ограничений, мы не можем пока идентифицировать эти ограничения и ингибиторы.

12.1.2. Физические гипотезы

Гипотеза Плантефола постоянно упоминается во французской литературе, где утверждается, что именно эта гипотеза объясняет самые разнообразные филлотаксисные структуры. Кеймфорт [96] и Луазо [480] представили полное ее описание. Феномены анизокладии и анизофилии, очевидно, подтверждают эту гипотезу. Для Филипсона [594] и Карра [101] эта теория,

несмотря на ее умозрительный характер, объясняет многие факты апикального развития. Однако, согласно Каттеру [144, 147], она не подтверждается никакими неопровержимыми доказательствами. Много было написано против этой гипотезы, в частности Уордлоу [866], который провел ее всесторонний критический анализ. Гипотеза не применялась к комплексным филлотаксисным системам, таким как соцветие подсолнуха. Предварительное очевидное замечание, которое можно сделать об этой гипотезе, состоит в том, что она пытается объяснять филлотаксисные паттерны, используя только одно семейство парастих (лиственных винтовых линий), тогда как даже объяснение паттернов с помощью парастихийных пар представляется весьма трудной задачей. Кроме того, гипотеза не использует математические методы и не в состоянии ответить на вопрос о происхождении филлотаксисных паттернов.

Для Адлера [2, 4] контактное давление отвечает за точность расположения примордиев в апикальной меристеме. Но для Шаффнера [717] гипотеза о контактном давлении представляет собой «чисто поверхностное представление». Ричардс [635] подчеркивает, что не существует контактного давления в структурах листовых примордиев в папоротниках, у которых также наблюдается филлотаксис Фибоначчи. Уильямс [894] пришел к выводу, что физическое ограничение обусловливает образование филлотаксисных паттернов, но он осторожно не идентифицирует это ограничение с контактным давлением, постулированным Швенднером и Адлером. Эриксон [201] сомневается в том, что данные Уильямса подтверждают справедливость гипотезы контактного давления. Для Чепмена [107] эта гипотеза допускает некоторые физиологические возражения, тогда как для Швабе и Клуэра [741] она, «скорее, испытывает недостаток в экспериментальных данных и не дает достаточных оснований для ее дальнейшего рассмотрения».

Грин [264] подчеркивает, что механистические теории филлотаксиса дают первые приближения к комплексному процессу формирования растениями биологического паттерна. На основании наблюдений колоний клеток и структурной реорганизации в эпидерме апикального купола *Vinca major* и *Ribes viburnifolium* Грин [264] заявляет, что участки закладки будущих листьев могут быть идентифицированы задолго до появления контакта между примордиями. Грин приходит к выводу, что эти данные противоречат теориям, основанным на взаимном контактном давлении примордиев или на физических ограничениях, определяемых старшими примордиями, роль которых положительная, не ингибирующая, и что это, возможно, делает гипотезу о механизме диффузии ненужной.

Хардвик [304] отвергает и гипотезу Сноу о первом свободном пространстве, и гипотезы, основанные на диффузии ингибиторов, и гипотезу

контактного давления, и гипотезу Ларсона о прокамбиальных пучках, и общую теорию Уолперта [902], согласно которой клетки отвечают за позиционную информацию. Хардвик предлагает временной механизм, получивший название «гипотеза о циферблате». Эта гипотеза комбинирует представления о механических напряжениях на клеточном уровне, натяжениях на эпидерме, циркулирующих волнах клеточного деления и минимальной свободной энергии на уровне клеточной пластинки. Быть может, Хардвик несколько перестарался в создании творческой атмосферы (бутылки шампанского) для своих сотрудников, поскольку работа, начатая ради подтверждения его уравнения, включающего угол расхождения, так и не привела к желаемому результату.

Грин в [264, 266, 268], а также в [409] (в соавторстве с Джезутасаном) отстаивает ведущую роль динамики клеток и эпидермы в механизме распределения пространства в филлотаксисе. В то время как в большинстве моделей листья изображаются в виде точек или кругов, в подходе Грина лист рассматривается как отросток с кольцевой арматурой. Используя поляризованный свет, он описал процессы, происходящие в микроструктуре эпидермы апекса во время закладки листового примордия. Считается, что участок закладки листа в значительной степени определяется угловыми разрывами в паттерне целлюлозной арматуры эпидермы апекса побега. Когда закладывается орган, область поверхностного слоя (оболочка) апикального купола выпячивается под давлением, идущим из тела. Грин наблюдал хорошую корреляцию между двурядными, перекрестными (у *Vinca major*) и тримерными (у *Abelia*) паттернами и средней ориентацией паттернов армирования клеток и микрофибрилл целлюлозы. Но примордии не всегда формируются на участках, которые являются точно прогнозируемыми, особенно в спиральных системах, для которых данный подход пока что слабо развит. Переходы между паттернами еще не были описаны.

Согласно Грину, паттерн армирования клеток зависит от взаимодействия поверхностных усилий. Однако изучая соцветия подсолнуха на ранних стадиях развития с помощью сканирующего электронного микроскопа и используя крупные планы цветоложа (например, как на рис. 1.7), Хернандес и Палмер [329] показали подповерхностные зачатки круглых инициаторов цветочков. Инициаторы формируются под поверхностью цветоложа в точных позициях, определяемых филлотаксисом Фибоначчи. Послойный анализ тканей цветоложа подтверждает, что первые клеточные деления, вызванные инициаторами, происходят под эпидермой цветоложа задолго до того, как становится заметным паттерн приподнятой поверхности. Кроме того, паттерн, очевидно, определяется прежде, чем цветочки входят в кон-

такт; то есть контактное давление представляет собой вторичное явление и не играет определяющую роль в формировании паттерна.

Черч [116] утверждает, что один факт твердо установлен: механизм филлотаксиса полностью независим от сегментации клеток. Парастихи являются результатом сегментации протоплазматической массы, совершенно независимой от формирования клетки.

«Новые примордии возникают, как это видно на продольных срезах, как волны наинизшей высоты, часто вовлекая значительное число клеток; нет никакого четкого разграничения таких волнистостей, и нельзя сказать с точностью до отдельной клетки, где каждая волнистость точно начинается или заканчивается. Данный механизм не имеет никакого отношения к более очевидному клеточному каркасу апекса растения ⟨...⟩. Возможно, предпочтительнее рассматривать апикальную протоплазму как массу жидкой коллоидной плазмы, в которой вторичное образование более плотных коллоидных целлюлозных пленок может оказывать лишь небольшое воздействие на физическое состояние живой и жидкой массы в целом. [Механизм] весьма отличен от цитологических аспектов; он порожден некоторой невидимой причиной, не доступной микроскопическому наблюдению» (Черч [116]).

Вторя утверждениям Черча и в противоположность Лаку [487], Каплан и Хагеман [412] также подчеркнули, что объяснение растительных паттернов на высших растениях, возникающих независимо от клеточного деления, вовлекает принципы, не рассматриваемые клеточной теорией. Клетки растений — всего лишь маркеры роста, а вовсе не источники морфогенеза. Процесс, по которому «внутренний двигатель» растения вырабатывает паттерн, кажется, не зависит от характеристик наружного клеточного слоя.

12.2. Обоснованные модели

12.2.1. Свет и вода

Все модели, — в силу самой семантики этого понятия, — являются формальными. Модели, которые на первый взгляд имеют наиболее прочные биологические или физические основания (по сравнению с моделями, кажущимися более формальными), в действительности могут не иметь их вовсе. Основываясь на таких несомненно физических принципах, как контактное давление и диффузия ингибитора, механистические модели и в самом деле выглядят довольно убедительно. Кроме того, на первый взгляд кажется, что такие модели успешно выдержат даже самую тщательную проверку в лаборатории. Однако современные экспериментальные исследования показали, что такая проверка свидетельствует о несостоятельности этих моделей.

Другими примерами так называемых «физически и химически обоснованных» гипотез могут послужить гипотеза Ларсона о прокамбиальных пучках, разработанная на основании опытов с *Populus*, и гипотеза Робертса о диффузии нутриентов. Хернандес [328] отмечает, что первая оказалась неприменима к формированию соцветия подсолнуха, а вторую опровергает на основании того, что нутриенты не транспортируются в растении с эффективностью, достаточной для осуществления любого вида управления местоположением примордиев цветочков в подсолнухе.

Несмотря на многие очевидные данные, некоторые ученые все еще используют эти устаревшие гипотезы, даже после того, как они были раскритикованы (например, Синнотт [759]) как слишком упрощенные и недостаточно логичные. Черч [116] говорит о безрезультатности попыток достичь окончательного решения простым наблюдением онтогенеза примордиев в апексе побега, заявляя еще раз, что «все первичные структурные соотношения берут свое начало в море».

Какими бы успешными ни были так называемые физически обоснованные модели, они не обращаются к фундаментальному вопросу о том, *почему* возникают паттерны. Согласно восьмому принципу организации растений Уордлоу [865], окружающая среда должна принимать участие в появлении паттернов. Это опять-таки означает, что задачи филлотаксиса не будут решены простым наблюдением онтогенеза примордиев в апексе побега. Более того, это означает, что мы нуждаемся в системном взгляде на феномен филлотаксиса.

В научной литературе часто упоминается концепция, подобная объяснительной, согласно которой филлотаксис предназначен для достижения максимальной эффективности поглощения света. По мнению Бонне [67] и Леонардо да Винчи (см. Маккарди [497]), расположение листьев функционально и целесообразно, и паттерны созданы Богом ради предоставления растению лучшего доступа к воде и свету. Используя простой метод расчетов с помощью непрерывных дробей, Ли [454] пробовал математически доказать предположение о том, что угол Фибоначчи максимизирует эффективность поглощения света. Принцип экономии, упоминаемый в разделе 9.1, представляет собой другую вариацию на ту же тему. Конечно, филлотаксис должен иметь отношение к фотобиологии, хотя множество морфологических и физиологических факторов могут обойти влияние филлотаксиса. Например, ориентация листа может компенсировать любой неэффективный филлотаксис, который мог бы ограничить количество прямого солнечного излучения, падающего на поверхность листьев.

Решающий шаг был сделан Никласом [565], который провел количественную обработку данных по этому вопросу. Он предложил процедуру

компьютерного моделирования и два метода, учитывающие бóльшую часть переменных, которые могут влиять на захват света, включая разнообразие морфологических особенностей (форма, площадь и число листьев, длина черешков листьев, межузельные расстояния между листьями, непрозрачность листа и угол отклонения листьев по отношению к стеблю), а так же широту, сезон, время дня и угол расхождения. Изменяя расхождение и оставляя постоянными все другие переменные, Никлас оценил влияние филлотаксиса на захват света. Моделирование показывает, что филлотаксис может значительно влиять на количество света, захваченного поверхностью листьев на розеточных растениях с жесткими, длинными и почти прямыми листьями, и что в этом случае самый эффективный в отношении максимизации поглощения света филлотаксисный паттерн — паттерн Фибоначчи. Растения с другими типами паттернов легко достигают эффективного захвата света, варьируя форму, ориентацию листьев и длину стебля, чтобы компенсировать производимые филлотаксисными паттернами отрицательные эффекты перекрывания листьев.

Одно из новых направлений мышления, соответствующее как системным взглядам, так и представлению о диффузии веществ (выраженному общеизвестными законами Фика), состоит в том, что *свободная энергия водной сети является связующим звеном между генетическим, организменным и экологическим детерминизмами* и центром системы функциональной координации, управляющим строением и распределением ресурсов растения как единого целого.

Монрой Ата [548] предполагает, что расположение препятствий водному потоку лежит в основе появления последовательности Фибоначчи в геометрии растений и что генетический детерминизм недостаточен для объяснения такого появления. Филлотаксис Фибоначчи функционирует на эпигенетическом уровне. В соответствии с данной концепцией, примордии представляют собой гармонические функции водных потенциалов, распространяющихся по всему растению, которое преобразует влияние различных напряжений окружающей среды (производимых, например, гравитацией, тепловым излучением, светом, электрическими явлениями, скоростью ветра) и модулирует экспрессии генотипа.

«Недостаток последовательного доказательства гормональной регуляции развития растения приписывается преимущественному влиянию воды $\langle \ldots \rangle$. Фундаментальные воздействия воды на рост и метаболизм предполагают, что вода, возможно, играла главную роль в эволюции различных физиологических механизмов, регулирующих паттерн развития растения» (Макинтайр [521]).

Макинтайр (беседа, март 1990) полагает, что распределение воды

в апексе побега, определяемое паттерном переноса и локализованного накопления осмотически активных растворенных веществ, может быть главным фактором в определении участков формирования примордиев.

12.2.2. Линии силового поля и энергии

Согласно моделированию Никласа (раздел 12.2.1), филлотаксис мог функционировать как ограничивающий фактор в фотобиологии, компенсирующий другие морфологические особенности, не управляемые непосредственно паттернами закладки листьев. В данной книге считается, что филлотаксис является, скорее, результатом очень сложной схемы оптимизации, которая начала функционировать задолго до появления высших растений и которая функционирует в намного большем масштабе, чем утверждается Никласом. Такая схема включает в себя способность растений не только захватывать энергию (лучистую или какую-либо другую), но также и сберегать ее и использовать как для себя, так и для потребностей других живых организмов.

Следует задать вопрос о том, какая цель достигается с помощью филлотаксисных паттернов. Мы можем смело утверждать (в качестве эпистемологического и физически обоснованного допущения), что более комплексные решения будут найдены благодаря подходам, интерпретирующим в более системных терминах паттерны и связанные с ними морфогенетические процессы. То, что выглядит как более формальный подход, может оказаться физически более обоснованным и реалистическим, чем популярные гипотезы. Предложенная мной теория филлотаксиса (аннотированная во введении ко второй части книги) подчеркивает необходимость глобального и обоснованного подхода, который для выявления так называемой «невидимой причины» (упоминаемой Черчем [116]) использует результаты различных разделов биологии, а также общей сравнительной морфологии.

Какими бы перспективными ни казались механистические модели, их связи с физиологией и биохимией растений довольно слабы, что понижает их эвристическую ценность. Но даже физиологические данные не позволяют представить полную картину филлотаксиса, учитывая, что растения живут в окружающей среде, в которой многочисленные факторы взаимодействуют, в результате чего филлотаксис становится функциональным процессом. Основания для объяснительной модели являются более общими и больше соответствуют совокупности биохимических концепций, согласно которым изучение биологии следует начинать с принципов термодинамики, составляющих, по мнению Ленингера [453], самую фундаментальную точку зрения для изучения всех биологических явлений.

В разделе 6.2.2 упоминается, что Грин сравнивает оболочку апекса со вспученными металлическими пластинами и с картофельными чипсами. Интересно отметить, что на рисунках Чая [106] изображен перекрестный филлотаксис, образованный контурными графиками, то есть линиями равных продольных деформаций тонкой пластины металла, закрепленной по границе. Сначала появляется первая пара встречных горбов, а затем вторая, маленькая пара, под углом 90° к первой, имитируя один цикл образования перекрестного филлотаксиса. Грин [269] отстаивает идею о том, что филлотаксисные паттерны являются результатом крупномасштабной координации пространства и проводит аналогию с процессами деформации. В теории продольных деформаций (прикладная механика, Силард [803]) напряженная поверхность деформируется таким образом, чтобы энергия напряжения распределилась по поверхности, изгибающейся до тех пор, пока не будет достигнута конфигурация с минимальной энергией деформации и максимальной энтропией. Чай [106] рассматривал только режимы симметричных деформаций. Какой асимметричный паттерн может быть образован тонкими пластинами? Ответ на этот вопрос пролил бы свет на понимание спирального филлотаксиса. Но гомология между оболочкой растения и металлической пластиной, очевидно, ограничивается фактом, что динамика тонкой пластины порождается давлением, прикладываемым к ее краям, тогда как оболочка испытывает давление изнутри тела.

Как бы то ни было, все это напоминает приведенные в разделах 3.2.2, 11.2.3 и 12.1.2 утверждения Черча о движущихся волнах, волнистостях поверхности и силовых линиях. Один факт твердо установлен. Гомологии Грина указывают на потребность в более комплексной методологии, необходимой для решения задач, встречающихся в филлотаксисе. В разделе 10.4 было показано, что ботаники начинают сравнивать филлотаксисные паттерны с плотами пузырей и кристаллами или, следуя за Эриксоном (раздел 10.2.2), сравнивать их с микроорганизмами и с паттернами из сфер на цилиндрах. Ученые, работающие в других областях науки, сравнивают филлотаксисные паттерны с паттернами в полимерах, иновирусах и медузах. Далее мы увидим, что филлотаксисные паттерны сравнивают даже с паттернами капелек ферромагнитной жидкости в магнитных полях. Все это характеризует новое направление научной мысли в филлотаксисе. Пришло время глобального подхода. Во второй части книги я предложил более общие понятия и более логичные кванторный и аксиоматический подходы, что согласуется с необходимостью поиска гомологий. Подобные гомологии приобретают свое истинное значение в контексте теории автоэволюции (раздел 11.5).

Самый фундаментальный вопрос о филлотаксисе касается обоснова-

ния начального расположения примордиев. Бóльшая часть процессов моделирования начинается с изначально заданной конфигурации примордиев, основанной на постулированных онтогенетических механизмах. Учитывая, что почти ничего не известно о внутренних процессах эволюции, о связанных с ними свойствах пространства и времени и о действительных онтогенетических механизмах, функционирующих внутри апекса побега, ответ на этот вопрос был обозначен в главе 6 в терминах конечных эффектов, достигнутых филлотаксисными паттернами и выражающихся в протекании ритмических процессов в растениях.

Методологическая парадигма вводит общие понятия ритма, энергии, энтропии, стабильности и сложности, а также общие принципы. Мы полагаем, что редукционистский и онтогенетические подходы в отдельности не могут быть признаны адекватными. Вопрос о том, как работает «двигатель» растения, должен рассматриваться, скорее, в филогенетическом контексте. Методика, приведенная во второй части книги, не оптимальна, но показательна с позиций функциональных подходов. Подчеркивая важность нарушенных паттернов (раздел 8.6.3), привлекая вопрос о примордиальных участках в корневых системах (см. Барлоу [36]), придавая важное значение различным ритмам, функционирующим внутри растений — фундаментальной особенности феномена филлотаксиса, — объединяя более подходящим образом онтогенетический и эволюционный аспекты и исследуя филлотаксис в его физико-химическом догенетическом состоянии, мы сможем выдвинуть на передний план более смелые теориии, которые позволят нам делать более многочисленные прогнозы и разрабатывать более основательные практические приложения.

12.3. Синергия и системные исследования

12.3.1. Пирамида моделей

Согласно известной древнеиндийской притче Бог похож на слона, а люди — на окружающих его слепцов. Каждый человек дотрагивается до слона — до его хобота, хвоста, ноги, головы, лба и так далее, — стоя на своем месте и веря, что держит целое. Так начинаются религиозные войны. Исследованием филлотаксиса занимается много исследователей; каждый имеет собственную точку зрения, и его (или ее) метафизическое представление — внутренний руководящий принцип. Я думаю, что каждый воспринимает лишь часть действительности и что современный продуктивный подход состоит в том, чтобы попытаться интегрировать все известные ча-

сти, которые, будучи до некоторой степени противоречивы, несомненно, дополняют друг друга.

Я согласен с Рутихаузером и Сэттлером [687] в том, что, доверяя только одной модели, мы рискуем упустить из вида филлотаксисные явления, которые, как правило, подтверждают альтернативные модели. Согласно философии перспективизма, разделяемой этими авторами, взаимодополняющие модели (теории, интерпретации, описания, и т. д.) представляют собой различные ракурсы одного и того же феномена. Чтобы дополнить эту точку зрения, я предлагаю рассматривать моделирование пирамидально. Перспективизм, очевидно, относится к горизонтальному измерению пласта моделей или теорий, рассматриваемых как взаимодополняющие. Идея пирамиды затрагивает как горизонтальные, так и вертикальные измерения филлотаксисных моделей и совместима с идеей слоев моделей, изложенной в разделе 11.4.

Например, в главе 9 были показаны совпадения результатов, встречающихся в различных моделях филлотаксиса, основанных на совершенно разнородных подходах. Некоторые модели включают понятия, структуры и результаты, которые оказываются более общими, чем таковые из других моделей. Превыше искусственно возводимых барьеров между онтологической и эволюционной биологией, между причинным и описательным филлотаксисом и между биологическим и математическим филлотаксисом, должно стать любое стремление рассматривать многочисленные аспекты этого феномена в совокупности.

Системная связность, достигаемая на основании общих понятий, может быть фундаментом для супермоделей, которые обобщают и объединяют различные подходы к филлотаксису. Ключевые слова в этой области — эволюция и система, филогенизм и холизм, ритм и циклы, энергия и энтропия, процессы ветвления и гномонический рост, функциональность и телеономия, гомология и морфогенетическая дистанция. Теоретически, более общие модели должны включать в себя предыдущие модели, и каждая идея займет надлежащее место в пирамиде.

Пирамида должна основываться на достоверных данных и последовательных описаниях. Вершина пирамиды (если ее возможно достичь) представляет собой лучшее решение, которое олицетворяет комплексную биоматематическую модель, отдающую приоритет общим принципам, включающим концепции энергии, энтропии, ритма, и имеющую всю объяснительную мощь других моделей. Данная монография предлагает революцию, подобную коперникианской, — апикальный купол более не является центром мира, — которая исправит ошибки, допущенные при огранке призм

различных подходов к филлотаксису и при закладке блоков в пирамиду моделей.

12.3.2. Биологический и математический филлотаксис

Филлотаксис имеет как биологические, так и математические аспекты. Высказываясь по поводу биоматематики вообще, Розен [671] подчеркнул, что «ни к какому решению или даже к точной формулировке этих задач невозможно будет приблизиться, пока математик и физик не поделятся своими навыками, методами и проницательностью, на которые можно было бы опереться». Это высказывание особенно верно для филлотаксиса и соответствует мыслям д'Арси Томпсона, полагавшего, что «проблемы форм являются, в первую очередь, математическими проблемами, а проблемы роста — в основном физические проблемы».

Не только описательный, но также и причинный филлотаксис математика рассматривает через гипотетико-прогнозирующие построения, которые могут быть подтверждены или опровергнуты биологом. Коренным образом должно быть переопределено место, занимаемое в филлотаксисе математикой, которую слишком часто рассматривают лишь только как возможно полезную для обработки опытных данных и как неспособную достигать причин и образующих принципов. Например, вопрос о том, почему максимальная однородность настолько важна в росте растений (раздел 9.1), принадлежит не только сфере биологии, но также и области математики. Филлотаксис — простое (но не элементарное) математическое решение задачи оптимальности, вызванной комплексными ограничениями окружающей среды, которые могут быть смоделированы как единое целое.

С другой стороны, очень часто оказывается, что ботаника основывается, главным образом, на сборе данных. Более того, этот сбор данных, кажется, редко организован с целью проверки какой-либо модели. Итак, несмотря на изобилие данных вообще (глава 7), налицо недостаток систематизированных данных. Биологическое описательное исследование может указать на большое разнообразие паттернов растений, но этого недостаточно для научного описания. Приходит время, когда мы не должны ограничиваться подробным феноменологическим описанием. Иначе такие описания, в конечном счете, окажутся бесполезными и ненаучными. Они даже будут создавать ложные проблемы, если не существует никакой методологии, на основании которой кажущиеся несвязанными данные могут быть организованы и научно интерпретированы. Чтобы делать проверяемые прогнозы, необходимы исследования, которые могут обеспечить более последовательную методику организации данных.

Делатр [166] писал, что «каждая естественная наука обязательно располагает экспериментальным и теоретическим аспектом. Отсутствие одного из них при исключительном предпочтении другого может привести лишь к накоплению разнородных и разрозненных наблюдений, не имеющих никакого научного значения, либо — к более или менее безосновательным размышлениям, рискующим не иметь никакой связи с наблюдаемой действительностью».

12.3.3. Системный филлотаксис

Филлотаксис — это научная дисциплина, которая не совсем полно описывается словом, употребляемым для ее обозначения. Действительно, слово вошло в употребление 160 лет назад и означало всего лишь науку о расположении листьев на стеблях. Даже в таком ограниченном смысле знание филлотаксиса имеет важное значение для экологии и анатомии. «Это предпосылка для понимания внутренней сосудистой системы в побегах растений, так как расположение листьев в значительной степени определяет пути и соединения сосудистых пучков и является фактором фотосинтетической стратегии растения, поскольку изначальное расположение листьев способно определять максимальное поглощение растением света» (Томлинсон и Уит [827]).

Филлотаксис включает в себя изучение вегетативных побегов и меристем побегов, закладку листовых примордиев, развитие листьев и почек и зарождение цветковых придатков. Он включает в себя изучение многих типов центров роста, таких как примордии тычинок, чашелистиков, шипов, пазушных почек, прилистников, энациев, ворсинок, пинн и т. п.

Примордиальные паттерны должны изучаться не только онтогенетически, но также и филетически, функционально и гомологически. Филетический аспект затрагивает вопрос о происхождении филлотаксисных паттернов. Функциональный аспект (объяснительный и телеономический подходы) касается верхних уровней композиционной иерархии, в которую филлотаксисные паттерны вложены. В ботанике филлотаксис занимается факторами, определяющими позицию примордиев на побеге. Но этот вопрос — часть более общей проблемы расположения органов в целом.

Мы убедились, что у *Hydra* и *Botryllus* действительно существует определенное расположение примордиев. Щупальца, канальцы и зооиды в некоторых медузах в точности соответствуют филлотаксису (2, 3) и (3, 5). Кроме того, псевдофиллотаксисные паттерны возникают на других уровнях организации, например, в микроорганизмах, показывающих паттерны 2(2, 3) и 2(3, 5), и в белках с филлотаксисом (7, 11) и расхождением 99.5°. Кристал-

лографы используют термины парастиха (спираль) и возрастающий филлотаксис для описания кристаллических решеток, а собственно кристаллографические понятия — такие как цилиндрический кристалл, дислокация и дисклинация, масштабная инвариантность, расширение и сжатие, квазипериодические решетки, — начинают вторгаться в область филлотаксиса. Благодаря морфогенетическому параллелизму методы филлотаксиса могут экспортироваться в другие научные области, например, изучение белков (раздел 10.3).

Более соответствующим названием дисциплины (кроме «системный филлотаксис»), подчеркивающим присутствие гомологий, структурных подобий, соответствий среди различных структур в различных областях, а также взаимодополняемость усилий, исходящих от различных секторов науки, мог бы стать «примордиальный морфогенез паттернов» (ПМП) — аббревиатура, которая может обозначать еще и «пирамидальное моделирование паттернов». Такое название придает филлотаксису его полную размерность, определяет его место в общей картине мира и объединяет математический, физико-химический и биологический филлотаксис, включающие в себя описательные и причинные аспекты. Этот термин подчеркивает также универсальную синергию, нацеленную на решение задач, переформулированных в теории математических систем. В будущих исследованиях в данной области следует отдавать значительный приоритет системному исследованию, как будет еще раз подчеркнуто далее.

12.3.4. Филлотаксис, магнитные поля и сверхпроводники

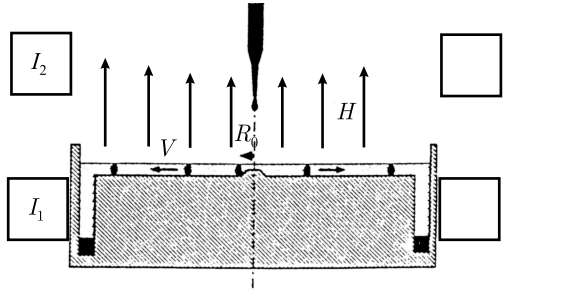
Применение к филлотаксису методов из других областей исследования может привести к глубокому и необратимому изменению взглядов на этот феномен. Дуэди и Коудер [190] продемонстрировали поразительный пример образования филлотаксисных паттернов в результате активности чисто физических механизмов. Они разработали эксперимент, в котором филлотаксисные паттерны динамически воспроизводились каплями ферромагнитной жидкости. Эти капли имели равный объем и падали с постоянной периодичностью T (пластохрон) в заданном радиусе R_0 от центра ванночки, наполненной кремний-органическим маслом и помещенной в вертикальное магнитное поле H, наведенное двумя катушками (рис. 12.1(1)). Каждая капля поляризовалась в магнитном поле и формировала маленькие магнитные диполи, которые производили энергию отталкивания $E(d)$, пропорциональную $1/d^4$, где d — расстояние (реализующее условие Гофмейстера). Эти диполи под воздействием радиального градиента магнитного поля перемещались горизонтально со скоростью V_0, ограниченной трением масла.

В качестве аналога пластохронного отношения R авторы использовали $G = V_0T/R_0$ ($G = \ln R$), единственный параметр модели, который можно регулировать, изменяя T и H (определяет V_0). При численном моделировании использовалось несколько альтернативных законов сохранения энергии, но во всех случаях результаты были качественно одни и те же.

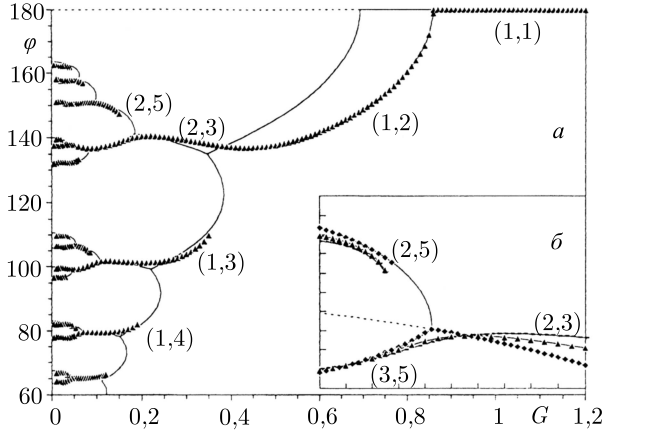
Типичный паттерн, образуемый диполями, возникает вследствие изменения параметра G от значения 1 (дающего двурядный режим) до постоянного значения 0.01 после $6T$. Получается явная парастихийная пара (13, 21) с расхождением 137.47°. Такие паттерны отталкивающихся капель магнитной жидкости напоминают не что иное, как «линии равных потенциалов» Черча — другое название, которое он дал парастихам. Как мы знаем, уменьшая значение G (то есть R), можно получить раздвоения, или возрастающий филлотаксис (см. рис. 12.1(2)). Картина имеет существенное отличие от предыдущих — например, опубликованных в работах Ван Итерсона [355], Адлера [2], Максимовича и Эриксона [506], Вина и Линденмайера [841], Эриксона [201], Ротена и Коха [674]. В этих работах ветви соединяются в зоне перехода, тогда как на рис. 12.1(2) одна ветвь идет непрерывно, а другая оторвана от нее.

Кроме того, эксперимент Дуэди и Коудера показывает, в согласии с теоретической работой Левитова [463, 464], что динамика появления нового примордия в месте самой низкой энергии отталкивания создает конечную двумерную решетку минимальной общей энергии взаимодействия. Для того чтобы смоделировать критерий Сноу (вариант гипотезы Гофмейстера: новый примордий появляется только в том случае, если существует пространство, достаточное для его формирования), Дуэди и Коудер изменяли значение T. То есть частице позволяли падать только тогда, когда минимальная энергия опускается ниже заданного порога. В дополнение к спиральным системам моделирование было способно воспроизводить мультимерию, включая двурядность и перекрест, и ненормальные случаи.

Данный эксперимент показывает, что гипотеза о физиологическом процессе взаимодействия примордиев не нужна и что различные паттерны, очевидно, не закодированы непосредственно в генах. Существование паттернов, кажется, еще раз выходит за рамки законов ботаники, поскольку феномен филлотаксиса может быть получен на отличном от ботанического субстрате. К такому же заключению пришел Левитов [464]. Проводимое им исследование «филлотаксиса» решеток магнитного потока в слоистых сверхпроводниках основывается на физической системе, совершенно не связанной с ботаникой, хотя полученные структуры весьма подобны известным в филлотаксисе. При изменении магнитного поля решетка подвергается трансформациям, представленным картиной, идентичной рис. 12.1(2).



1



2

Рис. 12.1. (1) Схема экспериментальной установки, в которой диполи под влиянием магнитного поля H, наведенного двумя катушками, падают с периодичностью T в заданном радиусе R_0 от центра круглой ванночки; в центр помещен маленький усеченный конус — модель апикального купола. Вследствие взаимодействия с предыдущими каплями, новая капля стремительно стекает с этого конуса в направлении точки минимальной энергии. Капли в конечном счете стекают в канавку около наружного края ванночки. (2) Устойчивые расхождения, представленные на схеме треугольниками и квадратами, получены как функция G для двух энергетических профилей. Вставка — увеличенный участок зоны перехода (Дуэди и Коудер [190].)

Разрывы называются квазиразветвлениями, а ветвящаяся структура упоминается как дерево Кейли с числом ветвления $N = 3$ и опорной симметрией $SL(2, Z) \bigotimes Z_2$.

Эволюция системы при сжатии может рассматриваться как ориентированный обход по этому дереву. Ориентированный обход может быть закодирован последовательностью из единиц и нулей, соответствующих правым или левым поворотам в точках разветвления. Особое предпочтение отдается последовательностям 101010... и 010101.... Это напоминает допущение Бравэ о чередовании, дающем замечательные числа (см. положение 4 в приложении 4). Левитов доказывает идентичность дерева всех возможных решеток с иерархией чисел Фарея. Описание этих чисел приведено в приложении 4 и может оказаться полезно для работы с видимыми парами точек в цилиндрических решетках.

Подобные теории ожидают будущих экспериментальных, биохимических и физиологических исследований в филлотаксисе. То, что было упомянуто во введении к данной монографии как «мистика филлотаксиса» — то есть появление последовательных чисел Фибоначчи в явных парастихийных парах, — оказывается свойством всех решеток, построенных из мягких объектов, находящихся под воздействием сил отталкивания и подвергнутых сильным деформациям. Из этого следует, что модели, основанные на диффузии фитогормонов и всегда приветствовавшиеся в ботанических кругах, должны быть если не отвергнуты, то обязательно пересмотрены. И если паттерны Фибоначчи, следующие из эволюции неорганической материи, в царстве растений более распространены, чем в биологии и природе в целом, нам следует отыскать причины этого феномена. Растения оказываются «совершенными СМИ» для непреходящего выражения простых законов природы. Возможно, именно на уровне функциональных и телеологических аспектов роста должны быть сконцентрированы ресурсы ботанического исследования. Почему множество решеток, полученных в филлотаксисе (множество **J** углов расхождения, согласно объяснительной модели) формирует подмножество для множества решеток, полученных, например, Левитовым [463, 464]?

12.4. В части заключено целое

12.4.1. Спиральность и ветвление

Эта книга посвящена изучению *морфогенеза*, науки о происхождении и развитии форм и паттернов. Поиск источников происхождения филлотаксиса связан с поиском отдаленных механизмов, ответственных за появление наблюдаемых паттернов. Исследователи всегда пробовали воспроизво-

дить удивительные и сложные паттерны, наблюдаемые на онтогенетическом уровне высокоразвитых растений, но филогения открывает простые скрытые структуры и фундаментальные механизмы, функционирующие в филлотаксисе. Активность этих механизмов проявляется в виде феноменов, которые и следует моделировать.

Утверждалось, что в основе неимоверного разнообразия растений лежит ограниченное число базовых структур и паттернов. Среди них — спирали и разветвления, а также дендриты и фракталы, в изобилии встречающиеся в природе (см. многочисленные иллюстрации Лима-де-Фарии [467], Стивенса [794] и Кука [123]) и во многих областях человеческой жизнедеятельности, включая антропологию и семиотику. Спирали наблюдаются в структуре галактик, в колониях *Heliodoma* (беспозвоночное), в разворачивающихся листьях папоротников, в вайях *Cycas revoluta* (примитивное семяносное растение), на многих раковинах. Подобные им спирали и винтовые линии обнаружены в белках. Комбинации этих спиралей формируют сложные, замысловатые паттерны, наблюдаемые на подсолнухах, сосновых шишках и стволах пальм, и образуемые черешками листьев и примордиями в поперечных срезах почек. Как было показано, разветвления также очень важны в филлотаксисе. Разветвления происходят в минералах, таких как пиролюзит, образующий в осадочных горных породах ветвящиеся кристаллические дендриты, в грибках и в клетках Пуркинье, в структуре притоков рек, а так же в колониях *Aglaophenia* (беспозвоночное), в молниях и т. д. Основные структуры, возникающие в филлотаксисе, образуются на основе универсальных природных процессов роста, таких как ритмичный гномонический рост и ритмичные ветвления; и те, и другие процессы роста присутствуют на всех уровнях эволюции.

Фрактал развивается во времени от единственной ветви до полностью разветвленной структуры как в органической материи от *Ulotrix* (рис. 11.7(1)) до *Fucus spiralis* (рис. 11.7(4)) и гигантского подсолнуха (рис. 3.12 и 3.13), так и в неорганической материи (рис. 11.7(5)). Комплексные филлотаксисные паттерны представляют собой конечный результат процесса, в ходе которого природа на биологическом уровне воспроизводит простые характеристики химических, физических и кристаллографических законов. Они определяются свойствами света, гравитацией, температурой, свойствами углеродных атомов и неорганических веществ, содержащихся в тканях, и т. д.

12.4.2. Добиологические и современные объекты

В третьей части книги приводятся доводы в пользу общей идеи, заключающейся в том, что паттерны и функции, с которыми мы сталкиваемся

в филлотаксисе, порождаемы отнюдь не генами; это свойства пространства, времени, материи и энергии. Данное заключение находится в согласии с теорией автоэволюции, согласно которой гены только фиксируют структурный аспект, присутствовавший на этапах эволюции, которые предшествовали биологическим. Гены не создают симметрий; они только выбирают между теми, которые существуют, например, в минералах и квазикристаллах, и теми, которые присущи цитоплазматической структуре. Одна из доктрин теории автоэволюции утверждает, что никакой порядок, никакая форма и никакая функция не создаются и не теряются; они всего лишь преобразуются путем комбинаций.

Поскольку филлотаксис не является замкнутой системой, его нельзя рассматривать в качестве самостоятельного феномена, как это делает большинство ученых. Данный феномен не может быть отделен от остального мира и от эволюции, как это делалось до сих пор. Часть управляется совокупностью всех систем. Третья часть книги — набросок универсальной методологии, в которой надлежащее место должны занять анализ и моделирование филлотаксиса. Учитывая фактическое состояние развития физики (Хокинг [316]), мы можем сказать, что филлотаксис — это вершина айсберга, образовавшегося после «Большого Взрыва». Первый феномен будет полностью понят тогда, когда будут прояснены процессы, порожденные последним. Математическое моделирование может пролить свет на эти процессы, разрабатывая дедуктивные механизмы, способные воспроизводить поразительные паттерны, и изобретая индуктивные модели, способные создавать паттерны. «Наш опыт до настоящего времени оправдывает нас в вере, что природа является реализацией простейших из мыслимых математических принципов» (А. Эйнштейн).

Хермант в своей относительно давней работе [326, 327] считает, что «поперечные срезы почек» (см. рис. 3.15) должны быть вновь исследованы с помощью современных методов. Компьютерное моделирование филлотаксисных паттернов — предмет, которым успешно занимались многие авторы. Другие ученые с замечательным реализмом воспроизвели кусты, деревья и цветы (например, Прусинкевич и Ханан [617]), используя правила производства, такие как L-системы. Эти репродукции, очевидно, могут оказаться полезными в определении причин и механизмов, приводящих к образованию объектов живой природы; при необходимости они каждый раз дают новый взгляд на природу. Такая возможность, обеспеченная развитием компьютерных графических методов, поднимает вопрос о значении подобных репродукций для понимания фундаментальных причин филлотаксиса и процессов самого Сотворения.

И точная реплика соцветия подсолнуха, смоделированная на экране

компьютера, и само соцветие — природные объекты, один объект имитирует другой, точно так же, как прожектор имитирует Солнце. Различие заключается в уровне излучаемой ими энергии. Они существенно подобны, но в сущности различны. Для того, чтобы глубже проникнуть в захватывающий феномен филлотаксиса, мы должны будем открыть новые свойства первородного вещества, из которого все было сотворено, а также самого света, присущего ему спектра излучений, модулирующего вещество и приводящего к появлению форм, паттернов, цветов и гармонии. А пока лучшее, что мы, вероятно, можем сделать — это построение более общих моделей, учитывающих как эффекты, которых паттерны предположительно достигли, так и их функции в окружающей среде (например, взаимосвязь через опылителей, производство пищи, проявление красоты).

12.4.3. Мультидисциплинарная задача

Слишком часто говорится, что биология недостаточно хорошо развита в сравнении, например, с физикой, которая была математизирована. Но разделы 11.4 и 11.5 показывают, что та же физика должна будет подвергнуться большему прогрессу, если мы хотим получить возможность решать задачи, возникающие на более сложных биологических уровнях. Это связано с тем, что феномен филлотаксиса имеет физико-химическую основу. Уровни исследования проблемы не являются только ботаническими. Наконец, прошли те времена, когда изучение филлотаксиса могло проводиться безо всякой ссылки на такие области исследования, как палеоботаника, эволюционная биология, популяционная генетика, популяционная экология, физиология, молекулярная биология, системный анализ и кибернетика. Очевидно, мы должны прибавить к этим дисциплинам эпистемологию, онтологию и метафизику из следующих соображений.

Нравится нам это или нет, большинство исследователей руководствуется своей внутренней метафизикой (Бом [62]). Например, предвзятые философские взгляды Моровица [549], составляющие тезис его книги, заключаются в том, что «поток энергии, проходящий через систему, действует в направлении организации этой системы». Зальте [695] верит, что «более полная иерархическая теория — это теория с метафизическим взглядом на отдельные категории (объекты противопоставлены процессам) как на первичные явления». Для Хейзенберга квантовая теория имеет отношение не к природе, а к нашему знанию о природе, или так называемой эпистемологии. Эйнштейн писал: «Я хочу знать мысли Бога. Остальное — детали». Превосходство метафизики над биологией получает признание во все более широких кругах. Поппер [611] утверждает, что «мы не знаем, мы

можем только догадываться, и наши догадки строятся на ненаучной, метафизической вере в закономерности». Филлотаксис является частью интегрированного целого, включая самого наблюдателя. Целое оказывает ответное воздействие на часть, которую нужно рассматривать, применяя системный подход.

Следовательно, для того чтобы справиться с проблемой происхождения филлотаксисных паттернов, необходимо: первое — вооружиться автоэволюционной теорией композиционных иерархий; второе — опереться на биологическую философию, утверждающую, что природа намного богаче, чем принято думать. Подобное знание может не иметь никакого отношения к научным исследованиям в их сегодняшнем состоянии. Для продвижения науки в целом и понимания биологических явлений в частности более системная онтологическая ориентация может сделать больше, чем детальные исследования структур и функций. Только тогда мы будем способны глубже понять происхождение функций и управления в скоплениях примордиев.

По этому поводу Патти [584] писал, что «физическое основание иерархического управления не лежит на каком-либо уровне физической теории. Это означает, что мы не можем понять природу биологических композиционных иерархий ни посредством более пристального взгляда на молекулярную структуру, ни с помощью решения сложных уравнений движения, ни применением неравновесной статистической термодинамики».

Возможно, следует обратить больше внимания на телеоматический, телеономический и телеологические аргументы, иначе называемые причиннодействующими, причиннонаправленными и причиннообусловленными аргументами (или целеполагание, функциональность, конечность, целенаправленность и целеустремленность), несмотря на всю антипатию ученых к этим словам (как отмечают Уикен [890], О'Гради и Брукс [572] и Сэттлер [709]). Как кто-то уже сказал, телеология (наука о целях) по существу является той концепцией, без которой (почти) ни один биолог не сможет жить, хоть он и стыдится признать это публично.

Заключение

Содержание первых трех частей данной монографии можно подытожить следующим образом: 1) что такое паттерны (описание), 2) для чего они нужны (их функции) и 3) чем они были прежде (происхождение). В третьей части книги предлагается более широкий подход к филлотаксису, чем тот, с которым обычно встречаются студенты. Цель моей монографии состояла в том, чтобы представить универсальную теорию филлотаксиса. Несмотря на ее недостатки, касающиеся общего морфогенеза, это первая подобная теория.

В третьей части книги были описаны два важнейших феномена: феномен появления и феномен гомологии. Было показано, что система, называемая примордиальным паттерном, имеет свойства, которые не присущи образующим ее единицам, то есть примордиям. Феномен появления новых свойств выражается в том, что целое представляет собой нечто большее, чем сумма его частей. Известный пример — хлорид натрия (NaCl), который имеет (появившиеся) свойства, весьма отличные от таковых натрия и хлора, взятых по отдельности. Другой пример появления — импрессионистская живопись, которая представляет собой нечто большее, чем сумма мазков краски. Конечно, по мере того как системы становятся все более и более сложными, результаты появления становятся все более поразительными.

Сэттлер [704] подчеркивает, что некоторые биологи продолжают утверждать, что самые важные уровни организации — клеточные и молекулярные. Он исследует несоответствие этого представления контексту феномена появления («растение образует клетки, а не клетки — растение», как замечает Барлоу [33]). Хотя знание элементарных единиц — необходимая предпосылка, его не достаточно для объяснения филлотаксиса. Механистические гипотезы, рассматривающие прежде всего нижние уровни композиционной иерархии филлотаксиса, породили не только то, что от них, вероятно, требовалось, но также и общую неудовлетворительную картину.

Представленная в моей книге биоматематическая теория филлотаксиса сводит воедино все имеющиеся ресурсы, в частности, таковые из общей сравнительной морфологии, основывающейся на сравнении структур, форм и функций. Гомология — центральное понятие сравнительной биологии.

Сэттлер [704] подчеркивает, что среди многих современных биологов господствует тенденция рассматривать данную область науки как неинтересную или устаревшую. Он надеется, что приведенные им доводы показали, что эта тенденция не имеет под собой никаких оснований. Сэттлер считает сравнительные исследования важными для обеспечения полноценного, сбалансированного представления о предмете. Кроме того, следует вспомнить сильную позицию Мейена, отстаивавшего важность общей сравнительной морфологии.

Теория филлотаксиса, представленная в этой книге, поддерживает точку зрения, согласно которой миры кристаллов, белков и микроорганизмов (назовем лишь немногие), а также процессы ветвления и формирования спиралей во вселенной могут пролить свет на сущность общих структур и процессов, вовлеченных в образование филлотаксисных паттернов. Мы увидели, что многие исследователи, не работающие в области ботаники и математики, утверждают, что разрабатываемая ими теория свойств симметрии есть не что иное, как *обобщенный* филлотаксис. После недавнего открытия квазикристаллов филлотаксис стал игровым полем для кристаллографов, присвоивших себе эту дисциплину в качестве экзотической кристаллографии. Филлотаксис — *универсальная* область исследования, и третья часть книги была предназначена именно для того, чтобы показать это.

За 160 лет своего развития филлотаксис заслужил привилегию называться дисциплиной. По сути дела, это область исследования, опирающаяся на фундамент ботаники и математики и расположенная на стыке нескольких дисциплин. Библиографический список, приведенный в четвертой части книги и показывающий уровень развития филлотаксиса, свидетельствует в пользу этого утверждения. В третьей части книги было показано, что данный предмет точно так же проникает в другие области науки и что приобретение знаний в филлотаксисе более не зависит исключительно от усилий ботаников. В связи с этим возник вопрос о том, что составляет специфику ботанического аспекта филлотаксиса. Изучение структурного аспекта, кажется, является чисто математической задачей, относящейся к всеобщим законам вселенной, тогда как ботанический аспект затрагивает, главным образом, вопросы жизнеспособности структур, построенных на конкретном субстрате.

Несмотря на огромный прогресс, произошедший в изучении филлотаксиса в течение последних 20 лет, существует проблема развития практических приложений созданных алгоритмов и всегда будет существовать потребность в целостных умах, способных охватить индуктивно и творчески многочисленные грани филлотаксисных задач — будь они физиологическими, экологическими, морфологическими или математическими, —

с тем чтобы разрабатывать более гармоничные теории, в которых надлежащее место займут прошлые наработки. Развитие филлотаксиса достигло той точки, которую можно сравнить с перепутьем: филлотаксис нуждается в расширении диалога между математиками, ботаниками и сравнительными морфологами, чтобы прийти к синергии, нацеленной на более универсальные решения отмеченных выше задач.

В качестве заключительного замечания позвольте выразить надежду, что будущие исследователи почерпнут в этой книге идеи, которые вдохновят их на написание следующей страницы этих никогда не прекращающихся поисков научного знания о филлотаксисе. Я надеюсь также, что углубленный анализ филлотаксиса и особенно передовая методика распознавания паттернов, изложенная в первой части книги (в частности, в главе 5), а также системный подход к филлотаксису и проникновение в историю происхождения филлотаксисных паттернов (описанные, соответственно, во второй и третьей частях книги), будут стимулом для тех, кто хочет продолжить изучение этого воистину захватывающего предмета. Моя монография представляет современное состояние и общий обзор новых программ исследования филлотаксиса и описывает подход к изучению формирования паттернов, который может быть распространен на другие области исследования.

Часть IV

Приложения

Введение

Четвертая часть книги включает следующие разделы.

Приложения для последовательного изучения:
Приложение 1 — глоссарий биоматематических терминов;
Приложение 2 — ответы к задачам из глав 1–4;
Приложение 3 — вопросы для повторения;
приложения, посвященные специальным темам;
Литература;
именной и предметный указатели.

Материал по специальным темам, изложенным в приложениях 4–9, не мог быть полностью размещен в основном тексте книги. Приложение 4, озаглавленное «Основные свойства филлотаксисных решеток», описывает предложенное мной применение последовательностей Фарея в данной области ботаники. Последовательности Фарея — предмет, близкий к непрерывным дробям, но это в некотором отношении более мощный инструмент, способный дать более общие математические результаты. Представленные в приложении 4 результаты основываются на моем обобщении понятия видимой точки в решетке, введенного Харди и Райтом [306], то есть на понятии видимой пары точек в решетке. Главный результат гласит, что в регулярной цилиндрической решетке с углом расхождения d пара (m, n) является видимой тогда и только тогда, когда точки m и n — такие, что $|m(nd) - n(md)| = 1$, где (x) означает целое число, ближайшее к x. На основании данных результатов могут быть разработаны четыре алгоритма для определения видимых парастихийных пар по величине расхождения d или нахождения интервала значений d по паре: вычислительный алгоритм и алгоритм свертки, представленные в главе 2, а также диофантов и графический алгоритмы, описанные в приложении 4.

Приложение 5 содержит анализ модели Уильямса и Бриттэйна [895] и показывает ее связь с моделью аллометрического типа, представленной в главе 4. Как было показано, численные значения параметров, полученных в первой модели, сопоставимыми со значениями, полученными из таблицы определения паттернов во второй модели.

В приложении 6 приводится подробное обсуждение нормальных кривых Фуджиты, начатое в главе 5, в ходе которого рассматриваются некоторые вопросы относительно стандартных правил сбора данных.

В приложении 7 рассматривается побочный математический продукт обработки филлотаксиса с помощью иерархий управления. Описываются новые результаты в области изучения функций роста L-систем, полученные благодаря интегрированию этих систем со спектральной теорией Перрона – Фробениуса в данной области математики, называемой дискретным функциональным анализом. Предложена таблица, которая может быть использована при изучении нитевидных организмов. Результаты, представленные в приложениях 4 и 7 в качестве побочных математических продуктов, косвенно указывают на плодотворность филлотаксисного подхода, предложенного в этой книге.

В приложении 8 обсуждается теория реакции диффузии, описывающая самую суть общего подхода к образованию филлотаксисных паттернов с помощью уравнений реакции диффузии.

Приложение 9 показывает, что в цилиндрическом представлении изменение параметров (m, n), d, r, g (обхват цилиндра) и γ, управляемое моделью аллометрического типа (глава 4), производит гиперболические преобразования плоскости.

Библиографический список представляет собой исчерпывающее собрание публикаций по филлотаксису. В нем содержится приблизительно 920 наименований. Конечно, в приведенном списке перечислена не вся литература, связанная с данным предметом. Некоторые статьи и книги, приведенные в списке, обсуждаются в предисловии.

Приложение 1

Глоссарий

В глоссарии иногда встречаются ссылки на основной текст; это сделано для того, чтобы читатель, просматривая статьи глоссария, мог отыскать в тексте ссылки на приведенные здесь термины.

Автоэволюция — феномен преобразования, присущий организации материи и энергии, в результате которой был запущен и направлен по определенному руслу процесс преобразования биологических законов. Интерпретацию данного феномена называют «теорией автоэволюции» (см. раздел 11.5).

Акропетальный — направленный к вершине.

Аномальный филлотаксис. — Система показывает аномальный филлотаксис, если видимые встречные парастихийные пары системы образованы последовательными членами последовательности аномального филлотаксиса (полученной из модели главы 6), то есть последовательности вида $\langle 2, 2t+1, 2t+3, 4t+4, \ldots\rangle$, где $t \geqslant 2$ — целое число. Подстановка $t = 2, 3, 4, \ldots$ дает, соответственно, первую побочную последовательность $\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots\rangle$, вторую побочную последовательность $\langle 2, 7, 9, 16, 25 \ldots\rangle$, третью побочную последовательность $\langle 2, 9, 11, 20, 31, \ldots\rangle$, и т. д.

Апекс (апекс побега) — центр почки, где формируются листовые или репродуктивные примордии; центр морфогенеза у сосудистых растений, дающий начало стеблю, листьям и цветкам. Листья появляются в виде листовых примордиев на боковых сторонах апекса побега.

Апикальный купол (дистальная зона, открытый апекс) — кончик апекса побега, полусферический или же плоский, не содержащий примордиев.

Базипетальный — направленный к основанию.

Бравэ допущения — введенные братьями Бравэ в 1830-х годах допущения, согласно которым: 1) угол расхождения $d < 1/2$ является иррациональным числом; 2) при продвижении вверх и вдоль вертикальной оси цилиндрической решетки, точки решетки, являющиеся соседями этой оси, поочередно чередуются с каждой стороны оси и приближаются к ней

(см. рис. 2.3(2)). Такая ось представляет собой асимптоту двух бесконечных ломаных, определяемых соединением последовательных соседей с каждой стороны оси.

Бравэ теорема — на n-парастихе, в семействе, содержащем n парастих, номера в любой паре последовательных примордиев отличаются на n.

видимая встречная парастихийная пара — встречная парастихийная пара, которая является видимой. Значение угла расхождения d определяет видимые встречные пары, а видимая встречная пара определяет интервал значений расхождения (теорема главы 2). На рис. 2.3 (2) пары (8, 5) и (8, 13) — видимые встречные парастихийные пары, а (18, 5) и (18, 13) — видимые, но не встречные.

Видимая парастихийная пара (видимая пара точек (m, n)) — принято считать, что в цилиндрической решетке парастихийная пара (m, n) является видимой, если 1) точки m и n видимые, и 2) луч от точки 0, проходящий по часовой или против часовой стрелки первые N точек бесконечной вертикальной полосы с горизонтальным основанием длиной 1 между значениями -0.5 и $+0.5$, где $\max\{m, n\} \leqslant N < m + n$, последовательно встречает точки m и n. Иначе говоря, пара (m, n) считается видимой, если треугольник с вершинами 0, m и n не содержит на своих сторонах или внутри какую-либо другую точку решетки. Например, на рис. 2.3 (2) пары (8, 5), (18, 5) и (18, 13) — видимые, а пары (10, 13) и (8, 26) — не видимые. В центрическом представлении видимая парастихийная пара та, в которой все точки пересечений двух семейств парастих являются центрами примордиев.

Видимая точка — принято считать, что в цилиндрической решетке точка n является видимой, если луч от точки 0 до точки n не содержит какую-либо другую точку решетки между 0 и n. Например, на рис. 2.3(2) точки 5, 8, 13 и 18 — видимые, тогда как точки 10 и 26 — не видимые.

Возрастание — расстояние междоузлия, то есть вертикальное расстояние между двумя последовательными точками на генетической спирали в цилиндрической решетке. Возрастание соответствует пластохронному отношению в центрическом представлении и связано с ним формулой $r = \ln R/2\pi$.

Возрастающий и убывающий филлотаксис — феномен, наблюдаемый на растениях со спиральным филлотаксисом, когда вторичные числа явной парастихийной пары увеличиваются или уменьшаются, переходя от (m, n) к $(m, m + n)$ или наоборот. Если рассматривать угол пересечения γ каждой парастихийной пары, то при переходе от одной пары к другой при возрастании филлотаксиса происходит гиперболический поворот цилиндрической решетки (см. приложение 9).

Встречная парастихийная пара — парастихийная пара, в которой два семейства спиралей (в центрическом представлении) или винтовых линий на цилиндре (в цилиндрическом представлении — прямых линий) закручиваются во встречных направлениях относительно центра побега растения (точка C на рис. 1.6) или оси растения (ось Y на рис. 2.3(2)). Например, на рис. 2.3(2) пара (8, 5) встречная, тогда как пара (13, 5) — нет. На рис. 1.6 пара (3, 2) встречная. На рис. 1.4 пара (13, 21) встречная, тогда как пара (8, 21) (не прорисована) — нет.

Вторичное расхождение — абсцисса точки n в цилиндрической решетке (обозначаемая x_n, см. разделы 2.5 и 4.2) или в спиральной решетке (обозначаемая Δ_n, см. раздел 1.6).

Вторичное число (или парастихийное число) — любое из двух целых чисел, определяющих парастихийную пару.

Генетическая спираль (называемая также образующей, или онтогенетической, спиралью). — При последовательном появлении примордиев на апексе побега, генетическая спираль — это гипотетическая спираль, проведенная через все примордии по самому короткому пути между последовательными примордиями. Конечно, такую спираль можно провести как по часовой стрелке, так и против часовой стрелки. Мы условно считаем, что генетическая спираль идет от самого старого примордия, расположенного возле наружного края системы в центрическом представлении, к самому молодому, находящемуся около центра апекса. Наиболее старому примордию присваивается номер 1, и генетическая спираль соединяет примордии в их естественной последовательности появления. В цилиндрическом представлении генетическая спираль соединяет начало координат с точкой 1 по самому короткому пути, а затем точки 2, 3, 4, ... Генетическая спираль — это 1-парастиха спиральной системы.

Гиперболический поворот — скачок на прямой линии с наклоном -2 на двойной логарифмической сетке, определяемой моделью, подобной аллометрической (глава 4), при переходе от филлотаксиса (m, n), где $m > n$, к филлотаксису $(m, m + n)$ с тем же самым углом пересечения γ (см. раздел 9.2.1 и приложение 9).

Гипотеза Сноу о первом свободном пространстве — вариант правила Гофмейстера; согласно этой гипотезе, новый примордий появляется тогда, когда свободное пространство на апексе побега достигает необходимого минимального размера или минимального расстояния от вершины апикального купола.

Главная последовательность — см. **Фибоначчи последовательность**.

Гофмейстера аксиома (или правило). — Гофмейстер постулировал [342], что новые листовые примордии появляются на апексе побега

в тех позициях, которые наиболее удалены от боковых границ оснований ближайших уже существующих листьев. Гофмейстер полагал, что новые примордии всегда появляются в наибольших промежутках между существующими примордиями.

Двудольные — один из двух классов покрытосеменных, включающий растения с двумя семядолями.

Двурядность — расположение листьев (характерное для однодольных), при котором отдельные органы располагаются поочередно в двух рядах, отстоящих друг от друга на 180° относительно оси растения. Листья, таким образом, распределены по двум супротивным ортостихам, по одному листу на каждом уровне. См. **Мультимерная система**.

Дополнительная последовательность — любая последовательность нормального филлотаксиса при $t > 2$; например, последовательность Люка, где $t = 3$. Термин «дополнительная» показывает отношение к «главной» последовательности, то есть последовательности Фибоначчи, где $t = 2$.

Жилкование — паттерн листовых жилок.

Закон удвоения (закон филлотаксиса) — закон, впервые сформулированный Лестибудуа в 1848 году и вновь открытый Болле в 1939 году. Закон удвоения управляет распределением простых и двойных узлов (удвоений) в иерархии управления (см. раздел 3.1).

Замечательное число — любое число, непрерывная дробь которого, начиная с некоторого члена, содержит только единицы, то есть не имеет промежуточных подходящих дробей. Предельные углы расхождения, соответствующие последовательностям нормального и аномального филлотаксиса, выражаются в виде чисел, меньших 1/2 (см. (6.4) и (6.6) без 360°), и представляют собой замечательные числа.

Золотое сечение — число $\tau = (\sqrt{5} + 1)/2$. См. раздел 1.3.2.

Иерархия: 1) **иерархия управления** — представление филлотаксисного паттерна в виде многоуровневой системы простых и двойных узлов, соединенных последовательно через уровни, обозначаемые $T = 0, 1, 2, 3, \ldots$. В иерархиях Фибоначчи связи подчиняются филлотаксисному закону Лестибудуа – Болле (см. раздел 3.1). Иерархия управления представляет собой связующее звено, или интерфейс, между двумя уровнями в композиционной иерархии филлотаксиса: уровнем примордиев и уровнем примордиальных паттернов;

2) **композиционная иерархия** — многоуровневая система, где уровни поднимаются, например, от кварков к атомам, молекулам, клеткам, органам, организмам, сообществам. Одна из целей системного исследования состоит в том, чтобы изучить взаимосвязи между уровнями.

Инициаторы — клетки, расположенные на верхушке меристемы и являющиеся предшественниками всех остальных клеток растения.

Кольцевой (мутовчатый) паттерн — расположение листьев, согласно которому два или более листьев находятся на кольце, мысленно очерчиваемом вокруг стебля растения практически на одном уровне. См. **Мультимерная система**.

Контактная парастихийная пара — видимая встречная парастихийная пара, образуемая (контактными) примордиями многоугольной формы с прилегающими друг к другу сторонами. Если примордии имеют четырехугольную форму (как на рис. 1.3), то в системе имеется одна контактная парастихийная пара, определяемая двумя семействами контактных парастих. Если примордии и органы имеют форму шестиугольника (например, чешуйки ананасов), то существуют две контактные парастихийные пары, определяемые тремя семействами контактных парастих. На рис. 4.2 показан случай, при котором вследствие специфической формы примордиев возможно формирование трех таких пар: (2, 3) и (5, 3) — видимых и встречных и (5, 2) — не встречной. Пара (5, 8) — не контактная, но явная.

Кристаллография — наука, изучающая симметричные структуры, прежде всего на уровне расположения атомов. Симметрия означает, что структурный элемент одной части тела повторяется в какой-либо другой его части. Элементы структуры, подчиняясь правилам повторения, или операциям, формируют целые паттерны. До 1912 года кристаллография занималась, главным образом, классификацией кристаллов минеральных веществ на 32 кристаллографические группы в соответствии с их идеализированными внешними формами. Будем называть «кристаллографией» науку, изучающую структуры и свойства сборок, составленных из большого числа копий однотипных единиц или единиц нескольких типов. Кристаллография заслужила право считаться наукой, изучающей структуры на атомном уровне, — способ объединения скоплений атомов, дающего в результате разнообразные свойства материи, как живой, так и неживой (определения из Маккей [499]).

Ясно, что расширенное определение кристаллографии включает в себя филлотаксисные паттерны. Действительно, оно схоже с определением филлотаксисных паттернов, приведенным в разделе 3.5 при описании иерархического представления Джана: филлотаксисный паттерн есть частично упорядоченная система взаимосвязанных элементов (примордиев), взаимодействующих как единое целое. В разделе 11.4 описан феномен появления новых свойств благодаря аггрегации элементарных единиц, образующих филлотаксисные паттерны. «Кристалл испытывает недостаток ритма по причине избытка паттерна, тогда как туман неритмичен, вследствие бес-

порядка деталей при полном отсутствии паттерна» (Уайтхед [888]). Как видно, в филлотаксисе ритм предполагает наличие упорядочивающего механизма.

Согласно предложенному Маккеем понятию обобщенной кристаллографии, классическая кристаллография через волокна связана с паттерном Фибоначчи, образуемом семенами в соцветии подсолнуха. Маккей [499] утверждает, что есть данные о том, что когда волокна упакованы в плотный пучок, скрученный подобно веревке, они производят паттерн именно такого типа. «Можно наблюдать, что линии Ретциуса на слоновой кости и, возможно, волокна коллагена выглядят так же, как серийно выпускаемые веревки» (Маккей [499]). С начала 1930-х годов волокна исследовались с помощью рентгенографических методов, используемых также для изучения кристаллов (см. раздел 10.3.1).

Круговые числа. — Пусть (m, n) — видимая встречная парастихийная пара в системе с углом расхождения $d < 1/2$. Тогда круговые числа u и v — целые числа, ближайшие к nd и md, соответственно. Они удовлетворяют соотношению $nu - mv = \pm 1$.

Линия индукции — термин, введенный Болле [64] для описания путей индукции листьев, проходящих вдоль стебля и формирующих паттерн с простыми и двойными узлами (см. раздел 3.1).

Люка последовательность (дополнительная последовательность Шоута, или первая дополнительная последовательность) — последовательность целых чисел $\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, \ldots \rangle$. Это случай нормального филлотаксиса с $t = 3$ и $J = 1$.

Люка филлотаксис — система характеризуется филлотаксисом Люка, если вторичные числа в явной или контактной парастихийной паре являются последовательными членами последовательности Люка.

Люка число — любое число в последовательности Люка; k-е число обозначается L_k, и тогда соотношение между числами Люка записывается как $L_{k+1} = L_k + L_{k-1}$ для $k = 2, 3, 4, 5, \ldots$.

Матрица роста — любая квадратная неразложимая матрица, в качестве элементов содержащая только единицы и нули, так что сумма элементов каждого столбца равна 1 или 2. Термин «неразложимая» отражает сильную связность графа, производимого матрицей. Матрицы роста применяются для получения филлотаксисных иерархий, состоящих только из простых (1) и двойных (2) (разветвление) узлов (глава 3).

Меристема — источник новых клеток на растущих растениях, ткань недифференцированных делящихся клеток, находящаяся в апексах побегов и корней.

Микрофибриллы — аггрегации цепочек целлюлозы в клеточных стенках, имеющие кристаллические свойства, которые могут быть исследованы в поляризованном свете.

Многопарная система (или паттерн). — Вообще говоря, спиральные системы могут иметь один, два, три или более примордиев на каждом уровне стебля или на апексе растения, образуя то же число генетических спиралей. Термин «однопарный» используется, когда система имеет одну генетическую спираль, «двупарный» — в случае двух, «трехпарный» — трех спиралей, «многопарный» — нескольких генетических спиралей. **Парность** (или пара) системы выражается параметром $J = 1, 2, 3, \ldots$ в последовательности нормального филлотаксиса. В разделе 6.4.2 предлагается унифицированный словарь названий различных многопарных систем. Многопарные системы подразделяются на нормальные и аномальные системы. В объяснительной модели мультимерные системы представлены как частные случаи многопарных систем. Многопарные системы включают все существующие в природе регулярные филлотаксисные системы, в частности, спиральные системы, кольцевые системы (мультимерные системы) и спирально-кольцевые системы (см. рис. 8.2).

Морфогенез — происхождение, образование формы, органов и структур у растений и животных (обычно во время роста). Морфогенез изучает процессы, ведущие к образованию различных форм. Расположение листовых примордиев в определенных местах апикальной меристемы (филлотаксис) — ключевой элемент в морфогенезе растений.

Морфология — наука о форме и строении растений (или животных).

Мультимерная система. — Мультимерные системы имеют один (двурядность, двурядный), два (перекрест, перекрестный, или димерия, димерный), три (трикрест, трикрестный, тримерия, тримерный, трехрядность, трехрядный) или несколько (тетрамерия, пентамерия, гексамерия, . . .) органов в одном узле на стебле растения (или примордиев в одном кольце вокруг центра апекса побега). Вследствие подобного расположения примордиев на стебле растения формируются так называемые ортостихи, то есть вертикальные ряды примордиев, параллельные оси стебля (или лучи примордиев, выходящие из центра апекса побега). Мультимерные системы могут быть совмещенными или чередующимися. Для унификации словаря мы используем существительные: димерия, тримерия, тетрамерия, и т. д., и, соответственно, прилагательные: димерный, тримерный, тетрамерный, т. д. Широко используемый термин «двурядность» — эквивалент чередующейся унимерии, а термин «перекрест» — чередующейся димерии. В главе 8 предложена модель, предполагающая, что мультимерные паттерны являются частными случаями многопарных паттернов. За исключением

двурядности, мультимерные системы называются также кольцевыми или мутовчатыми системами.

N-парастиха — см. **Парастиха**.

Нарушенный паттерн — любой паттерн, не являющийся ни мультимерным, ни многопарным. Он может быть комбинацией этих систем. Литература предлагает термины хаотический, эрратический, патологический, рассеянный, иррегулярный, ненормальный и тератогенный. Термин, предлагаемый в книге, несет динамическую коннотацию; он предполагает, что исходный регулярный паттерн был нарушен (см. раздел 8.6.3).

Непрерывная дробь. — Непрерывная (цепная) дробь числа — специфическая форма записи этого числа, получаемая обычным процессом евклидова деления и записи последовательных частных. Например, $27/8 = [3; 2, 1, 2]$, так как $27/8 = 3 + 3/8 = 3 + 1/(8/3)$, $8/3 = 2 + 2/3 = 2 + 1/(3/2)$, $3/2 = 1 + 1/2$. Аналогично, $\pi = [3; 7, 15, 1, 293, \ldots]$, так как $\pi = 3 + 0.141592654\ldots = 3 + 1/(1/0.141592654\ldots)$, $1/0.141592654\ldots = 7 + 0.062513285\ldots = 7 + 1/(1/0.062513285\ldots)$ и т. д. Точка с запятой ставится за целой частью числа. Зная, что $\tau = 1 + 1/\tau$, непрерывную дробь $1/\tau$ можно получить следующим образом: $1/\tau = 1/(1 + 1/\tau) = 1/[1 + 1/(1 + 1/\tau)] = \ldots$, то есть $1/\tau = [0; 1, 1, 1, \ldots]$. Таким образом, данная непрерывная дробь состоит только из единиц. Начиная с определенного члена, или частного, непрерывная дробь расхождения нормального или аномального филлотаксиса образована только единицами. Непрерывная дробь $\sqrt{2} - 1 = [0; 2, 2, 2, 2, \ldots]$, то есть образована только двойками.

Любое положительное число a может быть записано как $a = [a_0; a_1, a_2, a_3, \ldots]$, где a_0, a_1, a_2, a_3, $\ldots$ — целые положительные числа. Если a является рациональным числом, то непрерывная дробь конечна; в противном случае дробь бесконечна. В любом случае непрерывная дробь может быть усечена в любом члене, то есть $[a_0; a_1, a_2, \ldots, a_k] = pk/qk$, при $k = 0, 1, 2, 3, \ldots$ — k-я (главная) **подходящая дробь** непрерывной дроби числа a. Четные подходящие дроби a $(k = 0, 2, 4, \ldots)$ образуют возрастающую последовательность рациональных чисел, меньших a, которая сходится к a. Нечетные подходящие дроби a $(k = 1, 3, 5, \ldots)$ образуют убывающую последовательность рациональных чисел, больших a, и сходящуюся к a. Можно записать соотношения:

$$p_0 = a_0, \quad q_0 = 1, \quad p_1 = 1 + a_0 a_1, \quad q_1 = a_1,$$
$$p_k = a_k p_{k-1} + pk - 2, \quad q_k = a_k q_{k-1} + q_{k-2},$$
$$p_{k-1} q_k - p_k q_{k-1} = (-1)^k, \quad p_{k-2} q_k - p_k q_{k-2} = (-1)^{k-1} a_k.$$

Используя три последовательных подходящих дроби $\frac{p_{k-2}}{q_{k-2}}$, $\frac{p_{k-1}}{q_{k-1}}$ и $\frac{p_k}{q_k}$, мы можем производить другие дроби посредством нахождения сумм Фарея последовательных числителей и знаменателей (**сумма Фарея** для p/q и r/s равна $(p+r)/(q+s)$), то есть

$$\frac{p_{k-2}}{qk-2}, \frac{p_{k-2}+p_{k-1}}{q_{k-2}+q_{k-1}}, \frac{p_{k-2}+2p_{k-1}}{q_{k-2}+2q_{k-1}}, \ldots, \frac{p_{k-2}+a_k p_{k-1}}{q_{k-2}+a_k qk-1} = \frac{p_k}{q_k}. \quad (1.1)$$

Дроби располагаются в порядке убывания или возрастания, в зависимости от того, является ли k четным или нечетным, и принадлежат интервалу, ограниченному p_{k-2}/q_{k-2} и p_{k-1}/q_{k-1}. Новые дроби, получаемые таким способом, называются **промежуточными подходящими дробями**. При $a_k = 1$ не существует промежуточной подходящей дроби для данного значения k. Число τ не имеет промежуточной подходящей дроби, поскольку $a_k = 1$ для всех k. Детальный анализ свойств непрерывных дробей можно найти, например, в книге Хинчина [423] или Левека [461].

Братья Бравэ [75] первыми показали значимость непрерывных дробей в ботанике. Коксетер [129] впервые доказал, что чередование соседей вертикальной оси в цилиндрической решетке Бравэ свидетельствует о присутствии $1/\tau$ в непрерывной дроби иррациональных значений расхождения. Непрерывные дроби часто использовались следующими авторами: Адлером [2, 4] в модели контактного давления, Ридли [644], а также Марзеком и Каппраффом [515] в анализе эффективности упаковки, Ротеном и Кохом [673, 674] при изучении самоподобия и постоянства формы.

Нормальный филлотаксис. — Система характеризуется нормальным филлотаксисом, если видимые встречные парастихийные пары определяются последовательными членами последовательности нормального филлотаксиса $J\langle 1, t, t+1, 2t+1, 3t+2, \ldots\rangle$, где $t \geqslant 2$, $J \geqslant 1$ (J отражает парность системы). С $J = 1$ и $t = 2$ мы получаем последовательность Фибоначчи (главную последовательность). С $t = 3, 4, 5, \ldots$ мы имеем, соответственно, первую дополнительную последовательность (последовательность Люка), вторую дополнительную последовательность $\langle 1, 4, 5, 9, 14, \ldots\rangle$, третью дополнительную последовательность $\langle 1, 5, 6, 11, 17, \ldots\rangle$, и т. д. В разделе 6.4.2 приведены названия последовательностей с $J > 1$. Нормальный филлотаксис представляет собой случай многопарности (см. **Многопарные системы**).

Оболочка — наиболее удаленный слой делящихся клеток в апексе побега покрытосеменных (покров тела), состоящий из эпидермы и одного из двух слоев субэпидермальных клеток. Участок, на котором появляется

первый видимый признак листового примордия, закладывается под оболочкой.

Однодольные — один из двух классов покрытосеменных, включающий растения только с одной семядолей в зародыше.

Ортостиха. — Как в многопарных, так и в мультимерных системах ортостиха — специфическая парастиха, прямая линия, получаемая соединением двух листьев или примордиев, расположенных приблизительно один над другим относительно апикального кончика или относительно оси растения. Ортостихи приблизительно параллельны оси стебля в последнем случае и почти симметричны относительно полюса в первом случае.

Пазушная почка — почка, расположенная в пазухе кроющего листа, между верхней стороной листа и стеблем.

Пара (или парность) — см. **Многопарная система**.

Парастиха — любая филлотаксисная спираль, наблюдаемая на растениях или на поперечных срезах апексов. Иначе — спираль, винтовая или прямая линия, соединяющая точки в центрическом или цилиндрическом представлении спиральных паттернов. Этот термин в переводе с греческого означает «боковой ряд» и отражает отношение к генетической спирали (главный ряд), которая также является парастихой. Термин был введен Шимпером в 1830-х годах. Если примордии пронумерованы согласно теореме Бравэ и если номера двух последовательных примордиев в парастихе a и b, где $(b > a)$, то парастиха определяется точками, пронумерованными $a, b, 2b - a, 3b - 2a, 4b - 3a, \ldots$, где последовательные номера отличаются на $b - a$. Если номера последовательных примордиев в парастихе отличаются на n, то мы говорим, что это **n-парастиха**.

Парастихийная пара — пара семейств парастих. Парастихийная пара может быть видимой и встречной; встречной, но не видимой; видимой, но не встречной; а также ни видимой, ни встречной. В книге мы сосредоточили внимание на видимых встречных парастихийных парах, среди которых есть контактные и явные парастихийные пары. В приложении 4 мы анализируем видимые парастихийные пары. Парастихийные пары обозначаются (m, n), где m и n — числа парастих в каждом семействе (вторичные числа), а угол пересечения любых двух парастих в паре обозначается γ.

Перевершинивание — процесс ветвления, при котором одна из веток растет быстрее и образует главную ось, а другие становятся боковыми.

Перекрест — расположение листьев, при котором каждая последовательная пара (супротивных) листьев, растущих на одном уровне стебля, повернута на 90° по отношению к паре в предыдущем узле стебля. Если рассматривать подобный паттерн сверху, наблюдается фигура, напоминающая + или × (откуда и произошел термин). Иными словами, это система

чередующихся димерных колец, формирующих на стебле четыре ортостихи.

Пластохрон P — временной интервал между появлением двух последовательных листовых примордиев (или пар колец примордиев) на апексе побега. Иначе определяется как время, в течение которого два последовательных листа (или листья в последовательных кольцах) достигают определенной длины.

Пластохронное отношение R — отношение расстояний от двух последовательных примордиев до апикального центра.

Побочная последовательность — любая последовательность аномального филлотаксиса, получаемая при целочисленных значениях t; например, первая побочная последовательность $\langle 2, 5, 7, 12, 19, \ldots \rangle$ с $t = 2$.

Поперечный срез — микроскопический срез, проведенный через растительный материал поперек ткани (например, стебля); плоскость среза перпендикулярна главной оси.

Покрытосеменные — семенные растения, у которых семена находятся внутри плода. У голосеменных (хвойных) открытые (голые) семена расположены на чешуйках, образующих шишки.

Предельный угол расхождения — любой угол, определяемый теоремой главы 2 как элемент в бесконечной последовательности замкнутых вложенных интервалов, длины которых стремятся к 0; последовательность интервалов соответствует последовательности видимых встречных парастихийных пар. Предельные углы расхождения в общем случае имеют вид $360°(t + 1/\tau)^{-1}$, где $t = 2, 3, 4, \ldots$; значения предельных углов близки к 137.5°, 99.5°, 78°, ..., соответственно. В более общем виде они выражаются уравнениями (6.4) и (6.6). Таблица 2.1 дает последовательность целых чисел, соответствующих часто встречающимся предельным углам расхождения.

Примордиальный морфогенез паттернов (ПМП) — альтернативный термин, предложенный в качестве замены термина «филлотаксис» в его расширенном значении (см. определение (4) термина филлотаксис). Аббревиатура сохраняется также для термина «пирамидальное моделирование паттернов» (см. разделы 12.3.1 и 12.3.3).

Примордий — лист, прицветник, лепесток, тычинка, цветочек, чашелистик, корень или другой орган растения на ранней стадии развития, наблюдаемый в виде маленькой выпуклости или выпячивания. Примордий является сборочным элементом филлотаксисных паттернов.

Прицветник — маленький листочек, расположенный на цветоножке ниже цветка.

Продолжение видимой встречной парастихийной пары (m, n) — видимая парастихийная пара $(m, m+n)$ или $(m+n, n)$. Одна из этих пар встречная.

Регуляторы роста растений (гормоны растений, фитогормоны) — натуральные компоненты растений (абсцизины, ауксины, цитокинины, гиббереллины, этилен).

Свертка видимой встречной парастихийной пары (m, n) — пара $(m, n-m)$ при $n > m$ и пара $(m-n, n)$ при $m > n$. Свертка видимой встречной парастихийной пары дает видимую встречную парастихийную пару.

Семейство парастих. — В центрическом представлении семейство парастих — множество парастих с одинаковым шагом, закручивающихся вокруг общего полюса в одном направлении и проходящих центры всех примордиев. В цилиндрическом представлении семейство парастих представлено множеством винтовых линий, проходящих через все точки и разбивающих множество точек. На (плоской) цилиндрической решетке винтовые линии выглядят как параллельные эквидистантные прямые линии.

Семядоля — лист семени, содержащий питательный материал, формирующийся в зародыше до формирования апекса побега.

Сопровождающая иерархия — иерархия, производимая сопровождающей матрицей роста (матрицей Фробениуса) и содержащая только один двойной узел. Двойной узел — единственный узел на уровне иерархии $T = 0$ (см. раздел 3.5 и рис. 3.17).

Соцветие — часть растения, состоящая из цветков и структур, несущих их.

Таблица определения паттернов — таблица (см. таблицу 4.3), дающая значения некоторых филлотаксисных параметров и составленная на основании динамической модели $\ln R = 2\pi p(\gamma)/(m+n)^2$ (модель аллометрического типа для распознавания паттернов (глава 4)) и неявного соотношения между (m, n) и d (общая теорема Джана (раздел 2.3.1)), которая может быть использована для получения информации о любом спиральном паттерне, если из прямого наблюдения известны некоторые другие параметры. Здесь d — угол расхождения, R — пластохронное отношение и $p(\gamma) = \tau^3[\sqrt{5}\operatorname{ctg}\gamma + \sqrt{(5\operatorname{ctg}^2\gamma + 4)}]/2\sqrt{5}$ — функция угла пересечения γ встречных спиралей во встречной парастихийной паре (m, n). Эта таблица применима для всех возможных случаев распознавания паттернов, приведенных в таблице 4.2.

Теломы — веточки древнейших из известных наземных растений, представляющие, согласно Циммерману, вид примитивной структуры, от которой в ходе эволюции произошли современные растения (см. раздел 3.2.1).

Угол пересечения γ (парастихийной пары) — угол, образуемый двумя парастихами в парастихийной паре.

Угол расхождения d (или расхождение) — меньший из двух углов в центре поперечного среза верхушки растущего побега (см. рис. 1.3), определяемый последовательно закладываемыми примордиями. Значение угла может изменяться в каждой последовательной паре примордиев на побеге. В центрическом представлении угол расхождения считается постоянным. Он обозначается d и его значение меньше $180°$, то есть число d находится в интервале между 0 и 1/2. На вертикальной полосе шириной 1 (называемой «цилиндрическим представлением»), расхождение определяется горизонтальным расстоянием между любыми двумя последовательными точками n и $n+1$ на генетической спирали.

Узел — место посадки листа на стебле. Точки в различных представлениях паттернов примордиев или органов. В иерархическом представлении филлотаксиса проводится различие между простыми и двойными узлами согласно закону удвоения Лестибудуа – Болле (раздел 3.1).

Фибоначчи иерархия — любая иерархия управления, состоящая из простых и двойных узлов и производимая Q-матрицей (см. раздел 3.5.2). Такая иерархия содержит по крайней мере один двойной узел на уровне $T = 0$ (как, например, иерархии на рис. 3.1 и 3.4).

Фибоначчи последовательность (главная последовательность; нем. *Hauptreihe* — (главный ряд)) — последовательность целых чисел $\langle 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots$; k-й член обозначается F_k. Это основной случай нормального филлотаксиса с $J = 1$ и $t = 2$. Данная последовательность образуется с применением правила $F_{k+1} = F_k + F_{k-1}$ при начальных значениях $F_1 = F_2 = 1$.

Фибоначчи типа последовательность — последовательность, образуемая по тому же рекуррентному правилу, что и последовательность Фибоначчи, но с другими начальными членами. Например, последовательности нормального и аномального филлотаксиса.

Фибоначчи угол — угол приблизительно $137.5°$; точное значение равно $360°(\tau^{-2})$, где τ — золотое сечение, определяемое как $(\sqrt{5}+1)/2 \approx 1.618$. Продолжением угла Фибоначчи является угол расхождения τ^{-2} или его аппроксимация 0.3819.

Фибоначчи филлотаксис. — Система характеризуется филлотаксисом Фибоначчи, если вторичные числа в явной или контактной парастихийной паре — последовательные члены последовательности Фибоначчи.

Фибоначчи число — любое число в последовательности Фибоначчи; k-е число обозначается F_k, и номера связаны соотношением $F_{k+1} = F_k + {} + F_{k-1}$ при $k = 2, 3, 4, 5, \ldots$.

Филлотаксис. 1) (феномен) — расположение примордиев листьев или цветочков на апексе побега (исходное расположение) или на стебле растения (сформировавшееся расположение). Феномен филлотаксиса заключается в том, что в 92% наблюдений (см. таблицу 7.12) контактные или явные парастихийные пары (m, n) таковы, что числа m и n являются последовательными членами последовательности Фибоначчи. Когда пластохронное отношение R уменьшается на ранней стадии развития растений, угол расхождения d быстро сходится к углу Фибоначчи. Если числа m и n не принадлежат последовательности Фибоначчи, то они, как правило, принадлежат последовательности типа Фибоначчи. Этот феномен составляет часть загадки филлотаксиса.

2) (числа (m, n) системы или явная парастихийная пара (m, n)) — как в спиральном, так и в кольцевом паттернах, филлотаксис экземпляра растения выражается явной парастихийной парой (m, n), где $n \leqslant m$.

3) (область исследования, ограниченное определение) — наука о филлотаксисных паттернах, или феномене филлотаксиса (от греческого *phyllon* «лист» и *taxis* «расположение»). Первоначально филлотаксис был наукой о расположении листьев на стебле растения. Кроме того, филлотаксис — наука о паттернах, образованных цветочками в соцветиях подсолнухов и других сложноцветных, чешуйками на сосновых шишках и плодах ананаса, и в более широком смысле — примордиями на апексах растений или в поперечных срезах почек. Термин также распространяется на изучение прицветников, ветвей, цветковых органов (антотаксис), ворсинок, и т. д.

4) (дисциплина, расширенное определение). — **Обобщенный филлотаксис**, или **системный филлотаксис**, или примордиальный морфогенез паттернов — дисциплина, изучающая филлотаксисные паттерны; феномен филлотаксиса; законы, управляющие относительным расположениям листьев и других органов или придатков, гомологичных листьям; фундаментальные механизмы и факторы, индуцирующие филлотаксисные паттерны (спиральные, кольцевые, нарушенные); происхождение этих паттернов и их связи с окружающей средой. Дисциплина включает в себя генетический, онтогенетический, функциональный, филетический и систематический аспекты. Две основные проблемы — проблемы **распознавания паттернов** (предмет первой части книги) и **образования паттернов** (предмет второй части книги). Третья, филетическая, — проблема **происхождения филлотаксисных паттернов** (предмет третьей части книги). Четвертая — **функциональная проблема**, связанная с объяснительным и телеономическими подходами (глава 6, разделы 9.1, 11.4).

В этой книге филлотаксисные структуры рассматриваются с точки зрения их потенциальной полезности для самих растений и для окружающей

среды. Ресурсы ботаники, эволюционной биологии, термодинамики, физиологии, палеоботаники — перечислим лишь несколько — активно интегрируются в область филлотаксиса. В подобном научном поиске математика играет ключевую роль благодаря возможностям прогнозирующего моделирования, основанным на индукции и дедукции. Сравнительная морфология закладывает фундамент этих исследований, придавая феномену филлотаксиса его полную размерность и значение в природе Земли, где встречаются схожие друг с другом паттерны. Некоторые авторы, изучающие, например, кристаллы, вирусы, сверхпроводники и полимеры, говорят об обобщенном филлотаксисе вследствие появления псевдофиллотаксисных паттернов в этих областях. Таким образом, филлотаксис является частью системного исследования, в котором феномены гомологии и появления играют ключевую роль.

5) Термин используется в ботанической литературе в качестве синонима филлотаксисной дроби.

Филлотаксисная дробь — аппроксимация угла расхождения дробью p/q, определяемой двумя примордиями a и b, расположенными примерно на одной линии с центром апекса, то есть двумя примордиями на ортостихе. Числитель p филлотаксисной дроби отражает число полных оборотов вокруг апекса, которые необходимо совершить, чтобы пройти от примордия a к примордию b по генетической спирали. Знаменатель q — число примордиев, встреченных при движении от a к b, исключая a. На цилиндрической поверхности (например, покрытый листвой стебель), филлотаксисные дроби получаются почти тем же способом, если выбрать любые два листа, расположенные приблизительно один над другим.

Филлотаксисный индекс — выражение, выведенное из пластохронного отношения для ортогональных ($\gamma = 90°$) систем Фибоначчи и записанное Ричардсом как $\text{P. I.} = 0.379 - 2.3925 \log\log R$. Индекс дает положительные и целочисленные значения для этих систем.

Филлотаксисный паттерн (или система) — структура, определяемая органами, частями органов или примордиями растений. Филлотаксисные паттерны могут быть многопарными, мультимерными, нарушенными, нормальными, аномальными, двурядными, перекрестными, кольцевыми и т. д. В разделе 3.5 дано определение филлотаксисных паттернов как частично упорядоченных систем взаимосвязанных элементов (примордиев), взаимодействующих как единое целое.

Центрическое представление (спиральная решетка) — схематическое представление филлотаксисных паттернов, в котором примордии (или их центры) изображаются в виде пронумерованных согласно теореме Бравэ точек на плоскости, и каждое семейство парастих представлено множеством

подобных эквидистантных логарифмических спиралей с общим полюсом, постоянным углом расхождения и пластохронным отношением.

Цилиндрическое представление (цилиндрическая решетка, или решетка Бравэ) — схематическое представление спиральных паттернов, где примордии (или их центры), в первом приближении, рассматриваются как точки на поверхности цилиндра (например, точки посадки листьев на цилиндрическом стебле) и нумеруются согласно теореме Бравэ. Периметр основания цилиндра принимается равным единице. Каждое семейство парастих представлено множеством подобных, эквидистантных винтовых линий, закручивающихся вокруг цилиндра, при этом угол расхождения и пластохронное отношение остаются постоянными. Когда цилиндрическую поверхность разворачивают в плоскость, разрезая ее по образующей, проходящей через лист 0, винтовые линии превращаются в прямые линии, а примордии формируют решетку, напоминающую, например, массив посаженных параллельными рядами яблонь в саду. Расстояние между двумя точками на одном уровне, изображающими лист 0, равно единице; точки решетки распределены по вертикальной полосе. В таком представлении угол расхождения равен горизонтальному расстоянию между любыми двумя последовательными примордиями на генетической спирали. Пластохронному отношению R центрического представления соответствует возрастание, обозначаемое r. Это вертикальное расстояние между последовательными примордиями на генетической спирали. Цилиндрическое представление было введено братьями Бравэ в 1830-х годах.

Явная парастихийная пара — видимая встречная парастихийная пара с углом пересечения встречных спиралей, более близким к 90°, чем в любой другой видимой встречной парастихийной паре системы. Величина пластохронного отношения R определяет, которая из видимых встречных парастихийных пар является явной. Зная явную пару и угол пересечения γ, по таблице определения паттернов (см. **Таблица определения паттернов**) можно определить величину R. Явная парастихийная пара системы отражает филлотаксис системы (см. **Филлотаксис**, определение №2).

Приложение 2

Ответы к задачам

П2.1

Задача 1.1

На ананасах, как правило, наблюдаются семейства из 3, 5, 8, 13 и 21 спирали, так что соответствующие им видимые встречные пары: (3, 5), (8, 5), (8, 13), (21, 13). Подобные наблюдения могут быть проведены на шишках, однако определяемые в данном случае последовательные числа Фибоначчи чаще всего имеют меньшие значения, чем приведенные в тексте.

Задача 1.2

1. На рис. 1.3(1) изображена видимая встречная спиральная пара (7, 11).

2. В системе (7, 11) (7 спиралей в семействе) номера смежных примордиев на спирали должны отличаться на 7, тогда как номера двух последовательных примордиев на любой из 11 спиралей должны отличаться на 11. Таким образом, необходимо выбрать примордий около внешнего края образца, например, отмеченный точкой в центре, и присвоить ему номер 1. Этот примордий расположен в месте пересечения двух встречных контактных спиралей, из обоих семейств. Примордий с двумя точками — примордий №8, а отмеченный тремя точками — №12. Тогда мы имеем все для того, чтобы пронумеровать все остальные примордии, применяя теорему Бравэ. Например, примордий, смежный с примордиями №1, №8 и №12 — №19; находящийся справа от №12 — №5; сверху от №5 — №16; слева от №16 — №23; справа от №16 — №9; справа от №9 — №2, и т. д. Как правило, чем меньше примордий, тем больше его номер, поскольку это младший примордий.

3. Пронумеровав все примордии, мы можем провести генетическую спираль, соединяя центры примордиев с последовательными номерами 1, 2, 3, 4, 5, . . . , по самому короткому пути между любыми двумя из них. Генетическая спираль закручивается против часовой стрелки.

Задача 1.4

1. $F_{16} = 987$, $F_{21} = 10\,946$.

2. Последовательность Люка: $\langle 1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, 47, 76, 123, \ldots \rangle$.

3. Выполняя предложенные действия, мы имеем $x/1 = (1 + x)/x$. Из этого уравнения получаем $x^2 - x - 1 = 0$ и его положительное решение $x = \tau$.

Задача 1.5

В первой части задачи было определено, что при больших k $F_k/F_{k+1} \approx 1/\tau$. Это соответствует уравнению (1.4), поскольку $F_k/F_{k+1} = = 1/(F_{k+1}/F_k)$. Возведение в квадрат каждого члена равенства дает

$$\lim(F_k/F_{k+1})^2 = 1/\tau^2,$$

то есть при бесконечно больших k равенство для $1/\tau^2$ верно.

Задача 1.6

Первое равенство следует из соотношений: $1 - 1/(F_{k+1}/F_k) \approx 1 - 1/\tau$ при больших k и $1 - 1/\tau = (\tau - 1)/\tau = 1/\tau^2$ (следует учесть, что $\tau + 1 = = \tau^2$). Тогда, используя соотношение $F_{k-1}/F_{k+1} = (F_{k-1}/F_k) \times (F_k/F_{k+1})$ и учитывая, что в пределе каждое из последних двух отношений равно $1/\tau$, получаем второе равенство.

Задача 1.7

Имеем $(m, n) = (3, 2)$, $R = C1/C2 \approx 1.5$, d равно углу $2C1$, или $3/8$, $\Delta_2 = 2C4 \approx \pi/2$, $\Delta_3 = 1C4 \approx \pi/4$, $\phi_2 = CUV \approx 63°$, $\phi_3 = CUS = -33°$, $\gamma \approx 96°$. Получаем $u = v = 1$. Используя калькулятор, мы можем проверить другие соотношения. Точные значения параметров в соотношениях дадут равенства.

Задача 1.8

Например, для пары Фибоначчи $(5, 3)$ мы получаем $u = 2$ и $v = 1$. Для пары Люка (7, 4) мы также получаем $u = 2$ и $v = 1$.

Задача 1.9

1. Используя соотношения в уравнении (1.5), первое умножим на n, второе умножим на m, затем, взаимно вычитая, получим результат, поскольку $mv - nu = \pm 1$.

2. Вычисляем значение $\operatorname{ctg} \phi_m$ из уравнения (1.9) и подставляем его в левый член равенства, которое нужно доказать, и затем, используя пункт 1

задачи, получаем $\pm 2\pi\Delta_n \operatorname{ctg}\phi_n/n$ в левой части неравенства. Сравнение этого выражения с уравнением (1.8) позволяет найти ответ.

3. Перемножьте уравнения (1.7) и (1.8) и перенесите все члены полученного уравнения в левую часть. Учитывая, что γ равно либо $\phi_n - \phi_m$, либо $\phi_m - \phi_n$, используйте тригонометрическое соотношение $\operatorname{ctg}(a-b) = (\operatorname{ctg} a \operatorname{ctg} b + 1)/(\operatorname{ctg} b - \operatorname{ctg} a)$, чтобы получить $mn \ln^2 R \pm \Delta_n\Delta_m \operatorname{ctg}\gamma(\operatorname{ctg}\phi_m - \operatorname{ctg}\phi_n) + \Delta_n\Delta_m = 0$. Затем используйте соотношение, полученное в пункте 2, чтобы прийти к окончательному результату.

Задача 1.10

Найдите равнобедренные треугольники, имеющие два угла $2\pi/5$. Свойства подобных треугольников дают первые равенства. Применение теоремы синусов к любому из равнобедренных треугольников дает последнее равенство.

П2.2

Задача 2.2

1. Полученная последовательность вложенных интервалов включает в себя угол $(3 + 1/\tau)^{-1}$: [1/4, 1/3], [1/4, 2/7], [3/11, 2/7], [3/11, 5/18], ..., где знаменатели представлены последовательными членами последовательности Люка.

2. Пара (L_k, L_{k+1}), определяемая последовательными числами Люка при $k = 1, 2, 3, \ldots$, является видимой и встречной тогда и только тогда, когда угол расхождения принадлежит интервалам с конечными точками F_{k-1}/L_k и F_k/L_{k+1}.

3. Для доказательства того, что $(3 + 1/\tau)^{-1}$ принадлежит интервалам, полученным в пункте 2, достаточно доказать, что $\lim F_k/L_{k+1} = (3 + 1/\tau)^{-1}$. Получаем:

$$F_k/L_{k+1} = (1 + F_{k+2}/F_k)^{-1},$$

и в пределе это выражение принимает значение $(1 + \tau^2)^{-1}$. Докажите, что $\tau^2 = 2 + 1/\tau$, и получите окончательный результат.

Задача 2.3

Пусть $d = 105°$, то есть 7/24. Дроби в A до $k = 20$ следующие:

$$\frac{0}{1}, \frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{1}{5}, \frac{2}{7}, \frac{3}{10}, \frac{3}{11}, \frac{4}{13}, \frac{4}{15}, \frac{5}{16}, \frac{5}{17}, \frac{5}{18}, \frac{6}{19}.$$

Для упорядочения дробей мы вставляем суммы Фарея между 0/1 и 1/2, чтобы использовать все дроби последовательно:

$$
\begin{array}{ccccccccccccccc}
 & & & & & & \frac{0}{1} & | & \frac{1}{2} & & & & & & \\
 & & & & \frac{0}{1} & \frac{1}{3} & | & \frac{1}{2} & & & & & & & \\
 & & & & \frac{0}{1} & \frac{1}{4} & | & \frac{1}{3} & \frac{1}{2} & & & & & & \\
 & & & \frac{0}{1} & \frac{1}{5} & \frac{1}{4} & | & \frac{1}{3} & \frac{1}{2} & & & & & & \\
 & & \frac{0}{1} & \frac{1}{5} & \frac{1}{4} & \frac{2}{7} & | & \frac{1}{3} & \frac{1}{2} & & & & & & \\
 & & & & & & \vdots & & & & & & & & \\
\frac{0}{1} & \frac{1}{5} & \frac{1}{4} & \frac{4}{15} & \frac{3}{11} & \frac{5}{18} & \frac{2}{7} & | & \frac{5}{17} & \frac{3}{10} & \frac{4}{13} & \frac{5}{16} & \frac{6}{19} & \frac{1}{3} & \frac{1}{2}.
\end{array}
$$

Видимые встречные пары (1, 2), (1, 3), (4, 3), (7, 3), (7, 10) и (7, 17) образованы последовательными знаменателями с каждой стороны вертикали, представляющей величину d в каждой строке.

Задача 2.4

Подсказка: здесь приведен общий метод для решения диофантовых уравнений. Применим этот метод для решения уравнения $17x + 23y = 500$. Решение уравнения для x дает: $x = (500 - 23y)/17 = [(29 \times 17 + 7) - (17y + {} + 6y)]/17 = 29 - y + (7 - 6y)/17$. Учитывая, что x и y — целые числа, $7 - 6y$ должно делиться на 17 без остатка. Подставляем $(7 - 6y)/17 = t$, где t — целое число. Получаем последовательно:

$$
\begin{gathered}
x = 29 - y + t, \\
7 - 6y = 17t, \\
6y = 7 - 17t, \\
y = (6 + 1 - 12t - 5t)/6, \\
y = 1 - 2t + (1 - 5t)/6.
\end{gathered}
$$

Как и в предыдущем случае, $1 - 5t$ должно делиться на 6 без остатка. Тогда подставляем $1 - 5t = 6s$, где s — целое число. Получаем:

$$
\begin{gathered}
5t = 1 - 6s, \\
t = -s + (1 - s)/5.
\end{gathered}
$$

Подставляем снова $1 - s = 5p$, и находим решение, учитывая, что в итоге множитель (числа s) равен 1:

$$\begin{gathered} s = 1 - 5p, \\ t = -s + p = 6p - 1, \\ y = 1 - 2(6p - 1) + (1 - 5p) = 4 - 17p, \\ x = 29 - (4 - 17p) + (6p - 1) = 24 + 23p. \end{gathered}$$

Например, при подстановке $p = 0$, получается частное решение $x = 24$ и $y = 4$. Проверка показывает: $17 \times 24 + 23 \times 4 = 500$.

Теперь, используя решение задачи 2.2, мы имеем: пара $(L_{k+1}, L_k) = (47, 29)$ при $k = 7$ — видимая встречная парастихийная пара тогда и только тогда, когда угол расхождения ограничивается величинами F_{k-1}/L_k и F_k/L_{k+1}. Подстановка $k = 7$ в обе дроби дает, соответственно, 8/29 и 13/47; то есть d находится в интервале [8/29, 13/47].

Согласно **диофантову алгоритму** (приложение 4), мы должны решить уравнение $47v - 29u = \pm 1$. Имеем:

$$29u = 47v \pm 1, \qquad u = v + (18v \pm 1)/29.$$

Подставляем $18v \pm 1 = 29t$, так что

$$u = v + t, \qquad v = t + (11t \pm 1)/18.$$

Подставляем снова $11t \pm 1 = 18s$, так что

$$v = t + s, \qquad t = s + (7s \pm 1)/11.$$

Подставляем снова $7s \pm 1 = 11p$, так что

$$t = s + p, \qquad s = p + (4p \pm 1)/7.$$

Подставляем $4p \pm 1 = 7q$, так что

$$s = p + q, \qquad p = q + (3q \pm 1)/4.$$

Подставляем $(3q \pm 1)/4 = r$, так что

$$p = q + r, \qquad q = r + (r \pm 1)/3.$$

Теперь, когда множитель r в выражении $(r \pm 1)/3$ равен 1, появляется решение: подставляя $(r \pm 1)/3 = f$, получаем

$$r = 3f \pm 1, \qquad q = r + f = 4f \pm 1,$$
$$p = (4f \pm 1) + (3f \pm 1) = 7f \pm 2,$$
$$s = 11f \pm 3, \qquad t = 18f \pm 5,$$
$$u = 29f \pm 8, \qquad u = 47f \pm 13.$$

Подстановка $f = 0$ дает $v = 8$ и $u = 13$ (u и v должны быть положительными целыми числами). Подстановка $f = 1$ дает $v = 21$ (v должно быть меньше 29) и $u = 34$ (u должно быть меньше 47). Значения $f \geqslant 2$ недопустимы в данном решении, так как u и v должны быть меньше m и n, соответственно. Значение $f = 0$ дает требуемый интервал для d, то есть [8/29, 13/47], учитывая, что $f = 1$ дает угол расхождения больше 1/2.

По **алгоритму свертки** находим:

$$(47, 29) \quad \leftrightarrow \quad [8/29, 13/47]. \uparrow$$
$$\downarrow (18, 29) \quad \leftrightarrow \quad [8/29, 5/18] \uparrow$$
$$\downarrow (18, 11) \quad \leftrightarrow \quad [3/11, 5/18] \uparrow$$
$$\downarrow (7, 11) \quad \leftrightarrow \quad [3/11, 2/7] \uparrow$$
$$\downarrow (7, 4) \quad \leftrightarrow \quad [1/4, 2/7] \uparrow$$
$$\downarrow (3, 4), \quad \text{тогда } t = 3 \text{ и } d \text{ принадлежит} \quad [1/4, 1/3].$$

Задача 2.5

Для последовательности нормального филлотаксиса обозначаем последовательные члены $N_{t,k} = F_k t + F_{k-1}$ (так, что $N_{t,1} = t (F_{k-1} = 0)$ и $N_{t,2} = t + 1$ — первые два члена последовательности), и задача сводится к поиску предела при возрастающем k: $\lim F_k/N_{t,k}$. Этот предел равен $1/\lim(t + F_{k-1}/F_k)$, который очевидно равен $1/(t + \tau^{-1})$.

П2.3

Задача 3.1

1. Легко видеть, что последовательные уровни дерева содержат, соответственно, $1, 2, 3, 5, 8, 13, \ldots$ ветвей.

2. Решение выглядит следующим образом:

t	Организмы	Общее количество
1	m	1
2	my	2
3	mym	3
4	mymmy	5
5	mymmymym	8
6	mymmymymmymmy	13

3. См. рис. П2.1 (с. 345).

Задача 3.2

Последовательность чисел всегда одна и та же — как для схем клеточного деления, так и для филлотаксисных схем. Например, в пятом цикле клеточного деления последовательность будет 8-3-6-1-4-7-2-5. Эта последовательность может наблюдаться на уровне 4 иерархии, изображенной на рис. 3.1, и получается, кроме того, в результате радиальной проекции первых восьми точек центральной зоны рис. 1.4 на окружность диска.

Задача 3.3

Необходимо прочесть последовательность единиц и двоек, совершая обороты вокруг шишки. Двойки соответствуют двум последовательным переходам $j^{\#}$, а единицы — одному переходу j^{*}. Обратите внимание, что когда чешуйки γ_1, γ_2 и γ_3 располагаются последовательно по часовой стрелке вокруг шишки, мы имеем два перехода $j^{\#}$, за которыми следует переход j^{*} и далее два перехода $j^{\#}$.

П2.4

Задача 4.1

Например, рассматривая случай с $k = 2$, получаем $[\tau^2 - (-\tau)^2]/\sqrt{5} = [\tau + 1 - 1/(\tau + 1)]/\sqrt{5} = (\tau^2 + 2\tau)/\tau^2\sqrt{5} = (\tau + 2)/\tau\sqrt{5} = 1 = F_2$. Учитывая, что при увеличении k член τ^{-k} в формуле Бине очень быстро стремится к нулю, мы получаем искомое приближение для F_k.

Задача 4.2

1. Подстановка значения $\gamma = 90^\circ$ в уравнения (1.10) и (4.4) дает, соответственно, два первых соотношения. Несмотря на то, что Черч работал

именно с последовательностью Фибоначчи, формула Черча верна во всех случаях. Формулу Черча можно проверить, используя уравнение (4.12) и приближенные значения m и n, полученные из уравнений (4.8) и (4.10), соответственно. Например, при $m = F_k$ и $n = F_{k-1}$ мы получаем $m \approx \tau^k/\sqrt{5}$ и $n \approx \tau^{k-1}/\sqrt{5}$, так что $\sqrt{5}(m+n)^2 \approx (m^2+n^2)\tau^3$, поскольку $\tau^2+1 = \tau+$ $+2 = \sqrt{5}\tau$. Подстановка данного значения выражения $(m+n)^2$ в уравнение (4.31) дает уравнение (4.32).

2., 3. Здесь m и n — последовательные члены известных последовательностей.

$m+n$	R Джан, (4.31)	R Черч, (4.32)	R Ричардс, (4.30)
3	3.75302	3.51359	3.79666
4	2.10421	1.87446	2.19950
5	1.60982	1.62145	1.60969
6	1.39186	1.36911	1.39589
7	1.27497	1.28573	1.27580
8	1.20440	1.20298	1.20451
10	1.12640	1.12843	1.12638
11	1.10337	1.10149	1.10357
13	1.07297	1.07315	1.07296
16	1.04750	1.04728	1.04762
18	1.03742	1.03765	1.03741
21	1.02736	1.02733	1.02736
26	1.01776	1.01781	1.01776
29	1.01425	1.01422	1.01426
34	1.01035	1.01035	1.01035
42	1.00677	1.00676	1.00677
47	1.00540	1.00541	1.00540
55	1.00394	1.00394	1.00394

Задача 4.3

1. В строке с $m+n = 8$ таблица дает $\gamma \approx 106°$, так что искомая пара будет (3, 5). Другие видимые встречные парастихийные пары имеют углы пересечения, более удаленные от 90°.

2. В строке с $m+n = 11$ таблица дает $\gamma \approx 74°$, так что искомая пара будет (7, 4).

3. В строке с $m+n = 9$ таблица дает $\gamma \approx 94°$, так что искомая пара будет (4, 5).

Задача 4.4

Пара	(1, 2)	(3, 2)	(3, 5)	(8, 5)	(8, 13)	(21, 13)
P. I.	0.955	2.016	2.995	4.002	5.012	6.036

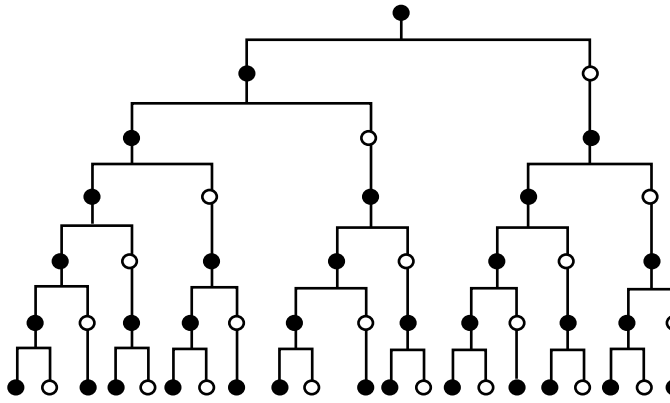


Рис. П2.1. Схема, используемая для объяснения роли чисел Фибоначчи в онтогенезе тканей и органов растений (Бердишев [49].)

Задача 4.5

1. Величина угла расхождения показывает, что решение нужно искать в строках таблицы определения паттернов с $m + n = 3, 5, 8, 13, \ldots$. Тогда искомые видимые встречные парастихийные пары: (2, 1), (2, 3), (5, 3), (5, 8), и т. д. Пара (5, 8) — явная, а угол пересечения ее встречных спиралей приблизительно равен 86°.

2. Подстановка среднего значения R в уравнение (4.16) дает P. I.$= 3.92$, или почти 4. Это означает, что, используя задачу 4.4 и учитывая, что угол расхождения системы близок к τ^{-2} (137.5°), мы имеем почти ортогональную систему Фибоначчи. Сверяясь с таблицей в ответе к задаче 4.4, мы видим, что пара (8, 5) — искомая.

Приложение 3

Вопросы для повторения

1. Дайте определение угла расхождения, предельного угла расхождения и пластохронного отношения.

2. Выпишите первые десять членов последовательностей Фибоначчи и Люка и определите углы расхождения, соответствующие этим последовательностям.

3. Используя соотношение $\tau = \lim F_k/F_{k-1}$, выведите элементарное соотношение между наблюдаемым углом 137.5° и видимой встречной парой (F_k, F_{k-1}).

4. Докажите, что классическое соотношение $mn \ln^2 R - 2\pi \ln R \operatorname{ctg} \gamma + \Delta m \Delta n = 0$ верно, используя соотношения $\Delta m \Delta n (\operatorname{ctg} \phi_m - \operatorname{ctg} \phi_n) = \pm 2\pi \ln R$, $m \ln R = \Delta_m \operatorname{ctg} \phi_m$ и $n \ln R = \Delta_n \operatorname{ctg} \phi_n$.

5. Выразите теорему, связывающую видимые встречные пары с углом расхождения $d = \tau^{-2}$, и дайте ее наглядное представление.

6. Каково различие между контактной парастихийной парой и явной парастихийной парой? Каково различие между семейством парастих и парастихийной парой? Какие типы видимых встречных парастихийных пар вам известны?

7. Используя таблицу определения паттернов и принимая угол расхождения равным $(4 + 1/\tau)^{-1}$, найдите видимые встречные парастихийные пары и определите явную пару для $R = 1.7$. Подсказка: рассмотрите последовательность, соответствующую этому углу. Ответ: $\gamma \approx 84°$.

8. На основании модели, определяемой уравнениями (4.12) и (4.13), выведите формулу для ортогональных ($\gamma = 90°$) парастихийных пар.

9. Используя таблицу определения паттернов, найдите значение γ, ближайшее к 90°, и явную пару в системе с углом расхождения $(3+1/\tau)^{-1}$ и пластохронным отношением $R = 1.40$.

10. Если наблюдается видимая встречная пара (13, 21), определите замкнутый интервал значений (в градусах), в котором, вероятно, находится угол расхождения. Подсказка: используйте теорему Адлера.

11. Определите замкнутый интервал, в котором, вероятно, находится угол расхождения, если система показывает видимую встречную пару (7, 4). Подсказка: см. задачу 2.2.

12. Для систем с видимыми встречными спиральными парами (3, 5), (7, 11) и (4, 5), характеризующими ранее изученные последовательности, и соответствующих углов расхождения найдите значения u и v и проверьте, что соотношение $mv - nu = \pm 1$ верно в каждом случае.

13. Приведите четыре возможных значения пластохронного отношения для системы, определяемой последовательностью $\langle 1, 4, 5, 9, 14, 23, \ldots \rangle$, если измеренное значение угла пересечения контактной парастихийной пары, наблюдаемой на растении, равно 86°.

14. Какие значения может принимать филлотаксисный индекс в случае ортогональных систем Фибоначчи?

15. Какие контактные парастихийные пары можно наблюдать на сосновых шишках, на подсолнухах и на ананасах?

16. Сформулируйте теорему, связывающую видимые встречные пары для системы Люка с замкнутыми интервалами угла расхождения.

17. Выбрав один из трех наиболее часто встречающихся предельных углов расхождения для спиральных систем (или наблюдаемые углы расхождения, группирующиеся вокруг одного из этих углов), напишите поэтапный алгоритм определения явной парастихийной пары системы (с использованием таблицы определения паттернов) при известном пластохронном отношении.

18. Запишите формулу Бине и найдите приближение для F_k.

19. Что такое центрическое представление филлотаксиса?

20. Что представляет собой таблица определения паттернов?

21. Что такое генетическая спираль? Приведите другие ее названия. Какое отношение данная спираль имеет к парастихам?

22. Используя рис. 1.6, опишите некоторые параметры, необходимые для распознавания и описания филлотаксисных паттернов.

23. Каким образом можно описать онтогенетическую теорию филлотаксиса в противопоставлении филогенетической теории?

24. О каких биологических подтверждениях иерархического представления филлотаксиса вы знаете?

25. Что такое мультимерные паттерны? Какова их связь с многопарными паттернами, согласно объяснительной модели филлотаксиса? Какие частные случаи мультимерных паттернов вам известны?

26. Каким образом феномен филлотаксиса проявляется за рамками строго ботанического субстрата?

27. Что вам известно о происхождении филлотаксиса и о теориях, разработанных в попытке выяснения этого вопроса?

28. Как можно описать феномен филлотаксиса? Что означает фраза «филлотаксис системы равен (5, 8)»?

29. Что такое апикальный купол, меристема и примордий? Что такое угол Фибоначчи, ортостиха и двурядность?

30. Что является объектом области исследования, называемой филлотаксисом, в самом широком значении этого термина?

31. Каков главный результат объяснительной модели филлотаксиса? Сравните его с главным результатом модели контактного давления Адлера.

32. Каковы главные прогнозы объяснительной модели?

33. В чем заключается, согласно объяснительной модели, связь между совмещенными кольцами и нормальными спиральными системами?

34. Каким образом можно охарактеризовать важность сравнительной морфологии в изучении происхождения филлотаксисных паттернов?

35. Что вам известно о кристаллографическом подходе к филлотаксису? Приведите некоторые результаты, полученные кристаллографами при изучении филлотаксиса.

36. Напишите основные положения теории переходов между филлотаксисными паттернами. Какое объяснение прерывных переходов дает Джан? Что такое сингулярный переход согласно интерпретации Ривье?

37. Опишите порядок очередности филлотаксисных паттернов согласно четырем моделям: 1) объяснительной модели Джана; 2) τ-модели; 3) модели упаковки дисков Сюйдуна и Бурсилла; 4) энтропийной модели Марзека.

38. Кем были введены понятия объемного отношения, филлотаксисного индекса, таблицы определения паттернов?

39. Что вам известно об аллометрии в филлотаксисе? Напишите формулу, связывающую r, γ и (m, n). Что является графиком этой формулы на двойной логарифмической сетке?

40. Приведите положения, характеризующие неудовлетворенность старыми филлотаксисными гипотезами.

41. Что собой представляет объяснение филлотаксиса *Dipsacus*, данное Барабе и Вьетом? В чем отличия альтернативной интерпретации, предложенной Джаном?

42. Покажите взаимосвязь между рис. 8.2 Джана, построенным на основании объяснительной модели, и фазовой диаграммой диффузии ингибитора Рихтера и Шраннера.

43. Сформулируйте принцип оптимальной конструкции Рашевского – Розена и принцип минимального производства энтропии, используемый в объяснительной модели.

44. В главе 8 подчеркивается гипотеза о том, что спиральные паттерны примитивны. Приведите аргументы Черча в пользу этой гипотезы. Можете ли вы найти аргументы в пользу утверждения, что кольцевые паттерны примитивны?

45. Дайте названия различным последовательностям, выражающим многопарный паттерн.

46. Напишите три приложения теоремы главы 2.

47. Что можно сказать о феномене появления большого числа видимых встречных парастихийных пар на отдельном экземпляре растения, если рассматривать данный феномен в историческом плане?

48. Паттерны цветочков и семян в подсолнухе были объектом интенсивного изучения (например, ботаник Палмер и математик Бурсилл). Что вам известно о подобных исследованиях?

49. Ветвление и гномонический рост: в чем, на ваш взгляд, заключается их значимость для филлотаксиса?

50. Какова может быть роль математики в объяснении феномена филлотаксиса?

51. Запишите приближенную формулу, теорему и допущения Бравэ. Какая решетка называется решеткой Бравэ?

52. Начертите нормированную цилиндрическую решетку с заданным углом расхождения и рассмотрите область, для которой вторичные расхождения попадают в интервалы $[-0.5, 0.5]$ и $[0, 1]$. В каждом случае определите видимые (не видимые) и встречные (не встречные) пары.

53. С помощью филлотаксисных методов можно прогнозировать относительное расположение структурных единиц в полипептидных цепочках, определяемых первой дополнительной последовательностью. Каковы эти прогнозы? Покажите, что эти же прогнозы подтверждаются структурными единицами в нитевидном бактериофаге *Inovirus*, где наблюдается третья дополнительная последовательность.

54. Объясните параметры в системной модели главы 6. Вычислите затраты энтропии для систем (5, 6) и (5,9) ($E_b \approx 4.27$ и $E_b \approx 4.50$, соответственно).

55. Приведите необходимое и достаточное условие того, чтобы парастихийная пара была видимой. Дайте определения видимой пары, используя 1) понятие фундаментальной треугольной области решетки и 2) обобщение понятия видимой точки решетки.

56. Каким образом, согласно системной модели, спиромоностиха является частным случаем нормальных систем? Какова интерпретация паттерна *Costus*?

57. Объясните линейную зависимость между $\min E_b$ и пластохроном (см. положение 8, глава 6). Сравните значение E_b, полученное непосредственно из уравнения (6.2) для $P_r = 31$ (дающего пару (11, 20) по таблице 6.1), со значением E_b, определенным по линейной зависимости. (Ответ: по уравнению (6.2) получаем $S(1) = 9/11$, $S(2) = 20/31$,

$X(1) = 1$, $X(2) = 2^{31}$, $E_b = 31\log 2 + \log 31 + \log 11 - \log 9 - \log 20 \approx 9.61$; используя линейную зависимость: $E_b \approx 31\log 2 + 2\log\tau \approx 9.75$.)

58. Что собой представляет математическое соотношение, выведенное из филлотаксисной модели аллометрического типа: 1) между (m, n) и объемным отношением Черча; 2) между (m, n) и отношением площадей Ричардса; 3) между (m, n) и пластохроном?

59. В чем заключается системный подход к филлотаксису? Приведите доводы, подтверждающие важность филлотаксиса в морфогенезе растений. Подытожьте теорию филлотаксиса, представленную в данной монографии.

60. Если бы вам предстояло написать диссертацию по филлотаксису, то какой аспект данного предмета оказался бы для вас наиболее интересен, и какие ссылки в библиографическом списке вы хотели бы проштудировать в первую очередь?

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Основные свойства филлотаксисных решеток

П4.1. Филлотаксис и последовательности Фарея

В приложении дается независимое представление основных понятий филлотаксиса в обобщенной форме, благодаря чему основная теорема филлотаксиса формулируется в общем виде. Излагаемая теория (Джан [392]) рассматривает решетки с общей точки зрения, но ее можно свести к области филлотаксиса. Приведенные ниже рассуждения помогут читателю лучше уяснить понятия видимых и встречных парастихийных пар.

На рис. П4.1 изображена регулярная точечная решетка, подобная филлотаксисным решеткам, встречавшимся ранее. Решетка построена с **расхождением** $d = 85°$, то есть 85/360 = 17/72. Это число равно абсциссе точки 1, его значение всегда выбирается меньше 1/2. Координаты точки $n = 1, 2, 3, \ldots$ описываются выражением $(nd - k, nr)$, где **возрастание** r соответствует ординате точки 1, а k — любое целое число. Мы рассматриваем точки с абсциссами в интервале $[-0.5, +0.5]$ на бесконечной вертикальной полосе, обозначаемой S (предыдущие исследования, например, Коксетер [129], Адлер [4], Марзек и Каппрафф [515], проводились в области решетки с абсциссами точек между 0 и 1).

В рассматриваемой области решетки координаты точки n равны $(nd - (nd), nr)$, где (nd) — целое число, ближайшее к nd. Если nd — нечетное целое число, то (nd) может принимать значения $[nd]$ или $[nd]+1$, где $[nd]$ — целочисленная часть nd. Величина $nd-(nd)$ представляет собой **вторичное расхождение** точки n. Для любого заданного целого числа N упорядоченное множество дробей $(kd)/k < 1/2$, при $k = 1, 2, 3, \ldots, N$, представленное несколькими первыми членами, будет обозначаться A. Чем больше точка x приближается к вертикальной оси, тем ближе становится значение $(xd)/x$ к d. Данная дробь является **филлотаксисной дробью**, аппроксимирующей значение d. На свернутой вертикальной полосе S (поверхности цилиндра) величина (xd) отражает число витков винтовой линии вокруг цилиндра,

которые необходимо совершить, чтобы пройти от точки x до 0 по **генетической спирали**. Две точки x и y по обе стороны вертикальной оси — такие, что d находится между $(xd)/x$ и $(yd)/y$.

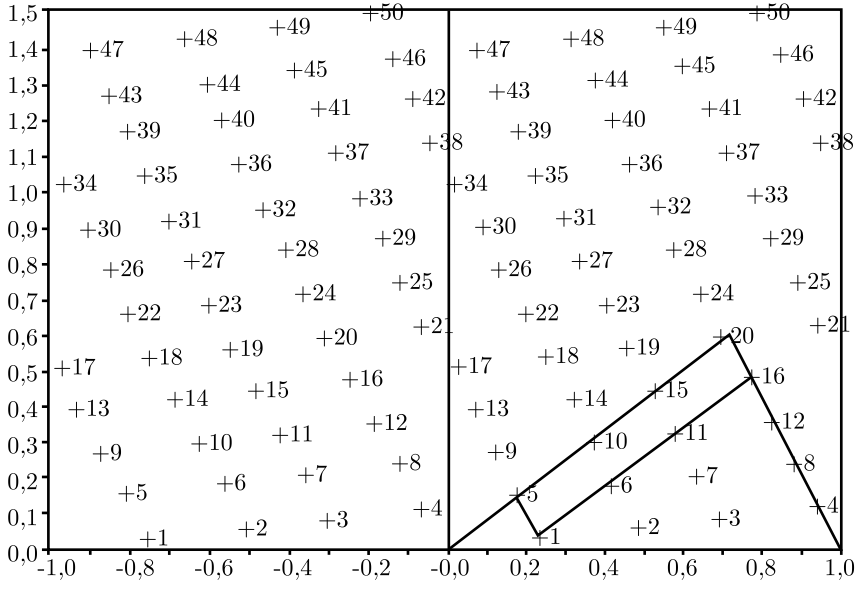


Рис. П4.1. Цилиндрическая решетка, построенная с расхождением $d = 17/72$. Координаты точки n на полосе S (см. текст) равны $(nd - (nd), nr)$

Отрезок прямой, соединяющий любые две точки x и y решетки так, чтобы никакая другая точка решетки не лежала между ними, определяет **семейство парастих**, то есть $m = |x - y|$ параллельных, эквидистантных прямых линий, разбивающих множество точек решетки и соединяющих точки от m до n. Любые два таких семейства, содержащих, соответственно, m и n линий, образуют парастихийную пару (m, n). Если линии одного семейства имеют положительный наклон, а линии другого — отрицательный, мы говорим, что пара (m, n) **встречная**. Пара (m, n) **видимая**, если в каждом пересечении линий пары находится точка решетки.

Например, на рис. П4.1 пара (5, 7) является встречной, так как точки 7 и 5 находятся с разных сторон вертикальной оси на полосе S: одна с абсциссой между $-1/2$ и 0, другая с абсциссой между 0 и 1/2. Такая пара не яв-

ляется видимой, поскольку линия, проходящая через точки $7, 14, 21, 28, \ldots$ и линия, проходящая через точки $5, 10, 15, 20, \ldots$, не пересекаются в какой-либо точке решетки. Пара (5, 13) не является ни встречной, ни видимой. Пара (5, 14) — не встречная, но видимая. Пара (17, 4) — видимая и встречная. Здесь m и n — относительно простые (одна генетическая спираль).

Последовательность Фарея $F(N)$ порядка $N = 1, 2, 3, \ldots$ представляет собой дискретное множество рациональных чисел p/q (младшие члены в интервале между 0 и 1, а $q \leqslant N$), расположенных в порядке возрастания. Например, $F(4)$ дает последовательность 0/1, 1/4, 1/3, 1/2, 2/3, 3/4, 1/1. Некоторые свойства последовательности Фарея (Левек [461]):

1) если p/q и s/t — последовательны в $F(N)$ для некоторого N, то $|pt - qs| = 1$;

2) если $|pt - qs| = 1$, то p/q и s/t — последовательны в $F(N)$ при

$$\max(q, t) \leqslant N < q + t,$$

и в последовательности $F(q + t)$ отличаются на число $(p + s)/(q + t)$, называемое суммой Фарея для чисел p/q и s/t.

Харди и Райт [306] дали следующее определение **видимой точки**: точка n видимая, если луч, проведенный от точки 0 до точки n не содержит никакой другой точки решетки между точками 0 и n. Для любого заданного числа N точки полосы S, соответствующие A, то есть знаменателям дробей в A, являются видимыми, так как подпоследовательность A представлена ее младшими членами. Доказательство положения П4.1 содержит эквивалентное определение понятия видимой пары, обобщающее понятие видимой точки. Пара (m, n) точек или семейств парастих является **видимой** тогда и только тогда, когда точки m и n видимые и луч с началом в точке 0, проходящий (по часовой стрелке или против часовой стрелки) первые N точек полосы S, где $\max(m, n) \leqslant N < m + n$, последовательно встречает точки m и n. Иначе говоря, пара (m, n) является видимой, если на полосе S треугольник с вершинами 0, m и n не содержит на своих сторонах или внутри никакой другой точки решетки.

Определение видимой пары (m, n), приведенное в положении П4.1, основывается на соотношении $|m(nd) - n(md)| = 1$. Это уравнения (1.6) и (4.3), встречающиеся в центрическом и цилиндрическом представлениях филлотаксиса. Если пара не только видимая, но еще и встречная, числа (nd) и (md) являются **круговыми числами**. Данное соотношение рассматривалось многими ботаниками (например, Ричардс [635], Томас [810], Торнли [818], Эриксон [201]). Если учесть, что в теории последовательностей

Фарея (свойство 1) имеется подобное соотношение, то становится ясно, что эти последовательности позволяют понять пространственные соотношения между листовыми примордиями в паттернах, представленных в виде точечных решеток. С другой стороны, понятия видимых и встречных парастихийных пар, возникшие в ботанике, не рассматриваются в теории последовательностей Фарея. Это объясняет, почему мы получаем отличные результаты, внесенные в эту область теории чисел.

П4.2. Видимые парастихийные пары

Положение П4.1. *В регулярной решетке с расхождением d парастихийная пара (m, n) является видимой тогда и только тогда, когда точки m и n — такие, что $|m(nd) - n(md)| = 1$.*

В некоторых случаях (nd) или (md) будут иметь два возможных значения. Но поскольку для одного из этих значений соотношение $|m(nd) - n(md)| = 1$ верно, пара (m, n) будет видимой. В паре (m, n) числа m и n могут быть относительно простыми; это не означает, что пара (m, n) видимая, как было показано на примере пары (7, 5), изображенной на рис. П4.1. В случае пары (7, 5) существует пара целых чисел $u = 3$ и $v = 2$, для которых $|mv - nu| = 1$. Также существует другая пара целых чисел $(7d) = 2$ и $(5d) = 1$, для которых $7(5d) - 5(7d)$ отличается от ± 1, и расхождение находится между $(5d)/5$ и $(7d)/7$, как и следовало ожидать (учитывая, что данная пара встречная). Расхождение находится вне интервала, ограниченного величинами $v/n = 2/5$ и $u/m = 3/7$. Положение П4.2, или **основная теорема филлотаксиса**, показывает, что когда пара (m, n) — видимая и встречная, одна и та же пара целых чисел дает требуемые соотношения.

Положение П4.2. *Парастихийная пара (m, n) является видимой и встречной тогда и только тогда, когда существует единственная пара целых чисел u и v, такая, что $0 \leqslant u < m$, $0 \leqslant v < n$, $|mv - nu| = 1$, и такая, что расхождение $d < 1/2$ находится между величинами u/m и v/n или стремится к одной из них.*

Вообще говоря, если пренебречь ограничениями для u и v, то числа m и n относительно простые и диофантово уравнение $mv - nu = \pm 1$ имеет бесконечно много решений. Ограничения $0 \leqslant u < m$ и $0 \leqslant v < n$ показывают, что число решений конечно. Точнее говоря, если u/m и v/n являются последовательными членами $F(N)$ при $\max(m, n) \leqslant N < m + n$ и расхождение d находится между двумя такими последовательными дробями, значения u и v становятся единственно возможными, как утверждается в положении П4.2.

Доказательство положения П4.2 может основываться на элементарных свойствах подобных треугольников. Рассмотрим видимую встречную пару (5, 4) $(m = 5, n = 4)$ (рис. П4.1). Показаны три треугольника с вершинами 0 и 1 на основаниях, лежащих на горизонтальной оси (или рядом), и вершинами, обозначенными, соответственно, точками 5, 20 и 16. Эти треугольники приблизительно подобны. Первые два дают соотношения $u/m \leqslant d < v/n$ и $mv - nu = 1$, где $v = 1$ (шаг от точки 0 к 5) и $u = 1$ (шаг от точки 1 к 5). В данном случае следует учитывать, что величина d меньше 1/2, как требует положение П4.2. Два других треугольника дают соотношения $mv - nu = -1$ и $v/n \leqslant d < u/m$, где $v = 3$ (шага от точки 1 к 16) и $u = 4$ (4 шага от точки 1 к 16). Но этот случай не соответствует требованию $d < 1/2$.

Если пара (m, n) является видимой, то пары $(m + n, n)$ и $(m, m + n)$ представляют собой **продолжения** пары (m, n) (Адлер [2]). Продолжения могут не быть видимыми, поскольку точка $m + n$ может находиться вне полосы S при построении фундаментального параллелограмма с вершинами 0, m и n. Например, на рис. П4.1 пара (5, 19) видимая, но ее продолжения (5, 24) и (24, 19) — нет. Этого нельзя сказать о **свертке** пары (m, n), о чем свидетельствует положение П4.3.1. Сверткой пары (m, n) является пара $(m-n, n)$, если $m > n$, и пара $(m, n-m)$, если $m < n$. Более того, пара (m, n) может быть встречной, однако ее свертка может не быть таковой, как показано на примере свертки (4, 15) пары (19, 15) (рис. П4.1), в отличие от случая, когда встречная пара является к тому же видимой, о чем свидетельствует положение П4.3.2. Тот факт, что свертка видимой встречной пары является видимой и встречной, уже был известен Адлеру [4]. Положение П4.3.3 вносит дополнительную точность в анализ Адлера [4], где говорится, что продолжение видимой встречной пары не обязательно видимое. Адлер косвенно указывает на то, что продолжение не обязательно видимое и встречное. Действительно, он рассматривал только такие видимые пары, которые были встречными. Положения П4.1 и П4.3 основываются на возможности существования видимых пар, которые не являются встречными.

Положение П4.3.

(1) *Если пара (m, n), где $m > n$, является видимой, ее свертка также видимая, и*

$$(md) - (nd) = ((m - n)d).$$

(2) *Если пара (m, n), где $m > n$, является видимой и встречной, ее свертка видимая и встречная, и*

$$mD_n + nD_m = 1, \qquad D_m + D_n = D_{m-n},$$

где $D_x = |xd - (xd)|$, при $x = n, m, m - n$.

(3) *Если пара* (m, n) *видимая и встречная, оба продолжения видимые и по крайней мере одно из них встречное, а*

$$D_{m+n} = |D_m - D_n|.$$

Рассмотрим все значения m, n, при которых пара (m, n) является видимой и встречной. По обе стороны вертикальной оси, проходящей через точку 0, соединим точки решетки двумя бесконечными ломаными линиями (см. рис. 2.3(2)) или соединим большие черные точки на рис. 10.9. Когда d иррационально, никакая точка решетки (кроме точки 0) не лежит между этими двумя линиями. Соотношения в П4.3 показывают, что ломаные линии являются асимптотами вертикальной оси. Точки решетки, лежащие на этих линиях, называются **соседями** вертикальной оси. Они соответствуют точкам квадратной решетки, лежащим на линиях, асимптотических к линии $y = dx$ в широко известном геометрическом представлении Клейна непрерывной дроби расхождения d. На основании **допущений Бравэ**, требующих чередования соседей, можно сформулировать положение П4.4.

Положение П4.4. *Если* d *— иррациональное число, меньшее* $1/2$*, если пара* (m, n)*, где* $m > n$*, является видимой и встречной, и если, начиная с* n *и* m*, соседи вертикальной оси бесконечно чередуются с обеих сторон этой оси, то*

$$d = [\tau(md) + (nd)]/(\tau m + n).$$

Положение П4.5. *В любой из строк дробей, составленных по вычислительному алгоритму в разделе* 2.3.2*, для любого* d *последовательные видимые пары* (m_i, m_{i+1})*,* $i = 1, 2, \ldots, k$ *(последовательные знаменатели в строке) — такие, что*

$$\sum_{i=1}^{k-1} (m_i m_{i+1})^{-1} = \frac{1}{x},$$

где x *— первая точка решетки, следующая за точкой* 1 *и находящаяся с другой, нежели точка* 1*, стороны вертикальной оси.*

П4.3. Примеры и алгоритмы

Подставляя $m = t$ и $n = 1$ в положение П4.4 и принимая $(nd) = 0$, $(md) = 1$ и $d = 1/(t + \tau - 1)$, получаем расхождение **нормального**

филлотаксиса. Если $t = 2$, система показывает последовательность Фибоначчи. Если $n = 2$ и $m = 2t + 1$, то мы имеем $(nd) = 1$, $D_n = 2d - 1$, $D_m = t - d(2t + 1)$ (положение П4.3) и $(md) = t$. Тогда d — расхождение **аномального филлотаксиса**. Положение П4.4 дает частный вид множества **замечательных чисел** (раздел 9.1.1). Непрерывные дроби этих чисел, начиная с некоторого члена, не имеют промежуточных подходящих дробей, что в геометрическом представлении означает, что начиная с некоторой вершины бесконечные ломаные линии не содержат точек решетки на отрезках между вершинами.

Доказательство положения П4.1 дает простые алгоритмы, позволяющие определять не только видимые встречные пары, но любые другие видимые пары по подпоследовательности A, которая принадлежит последовательности $F(N)$, определяемой d. Положение П4.2 дает простой алгоритм определения интервала для d по видимой встречной паре. В разделе 2.3.2 описаны два таких алгоритма. Далее рассматриваются еще два.

Графический алгоритм (для определения видимых парастихийных пар по компьютерному рисунку полосы S, соответствующей d и произвольному r). Отмечаем точки, последовательно встречаемые лучом с началом в точке 0, проходящим первые N точек полосы S. Определяем видимые пары (m, n), где $m, n \leqslant N$, выбирая любые две последовательно отмеченные точки. Свертки этих пар также видимые (положение П4.3). Но здесь не обязательно использовать свертки; мы можем продолжить ход луча, просматривая S при $N = 2, 3, 4, \ldots$, или используя понятие фундаментального треугольника.

На рис. П4.2 при $N = 29$ и $d = 100°$, или 5/18, отмечаем следующие последовательные точки:

1 5 9 4 27 23 19 15 26 11 29 18 25 7 24 17 10 13 3 2.

Видимыми парами для $m, n \leqslant 29$ будут пары (1, 5), (5, 9), (9, 4), ..., (10, 13), (13, 3), (3, 2) и все свертки этих пар. Пары (29, 18) и (18, 25) (знаменатели с каждой стороны от 5/18) — видимые и встречные, равно как их последовательные свертки (11, 18), (18, 7), (11, 7), (4, 7), (4, 3), (1, 3) и (1, 2). Рисунок показывает, что в числе этих сверток пара (4, 3) — явная (рис. П4.2 представляет собой доработанный рис. 10.8 Крика). Точка 9 — такая, что $(9d)/9$ равно 2/9, или 1/3. Учитывая, что положение П4.1 справедливо для $(9d) = 2$, пары (5, 9) и (9, 4) являются видимыми. В случае $(9d) = 3$ точка 9 не видимая даже от начала координат. Принято, что точки 9, 27, 45, ... находятся в правой части полосы S. Когда $d = 1/(3 + \tau^{-1})$, иррациональной величине между 8/29 и 5/18, пары (18, 25) и (18, 7) становятся

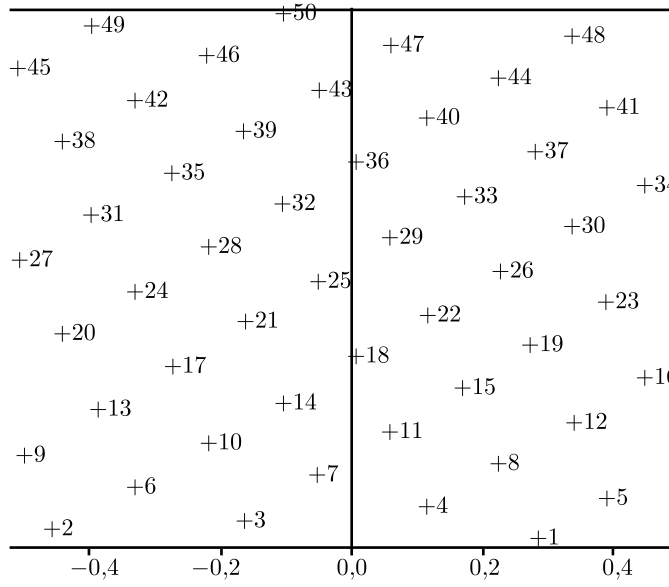


Рис. П4.2. Рациональная величина расхождения дает две последовательности видимых встречных пар: 1) (4, 3), (4, 7), (11, 7), продолжающуюся парой (11, 18) и соответствующими левыми продолжениями (29, 18), (47, 18), . . . , и 2) (4, 3), (4, 7), (11, 7), продолжающуюся парой (18, 7) и соответствующими правыми продолжениями (18, 25), (18, 43), ... Условно принято, что точки 9, 27, 45, . . . находятся на правой стороне полосы S, а их вторичное расхождение равно +1/2, что нужно для получения последовательных видимых пар

не встречными, и существует единственная последовательность видимых встречных пар (см. рис. 10.9).

Диофантов алгоритм (для определения интервала значений угла расхождения по видимой встречной парастихийной паре (m, n)). Алгоритм состоит в решении диофантова уравнения $|nu - mv| = \pm 1$, приведенного в основной теореме филлотаксиса. Например, если известна видимая встречная пара (29, 18), то возможные значения для u и v, очевидно, $u = 29p \pm 8$ и $v = 18p \pm 5$, где p — любое целое число. Подсказка в ответе к задаче 2.4 показывает обычный метод решения диофантовых уравнений. Если требуется получить $0 < u < 29$ и $0 < v < 18$, то для этого необходимо подставить $p = 1$ (дающее $u = 21$ и $v = 13$) или $p = 0$ (дающее $u = 8$

и $v = 5$). Но только значение $p = 0$ дает расхождение, меньшее 1/2, так что интервал для d, согласно теореме, равен [8/29, 5/18]. Этот результат можно получить намного быстрее, используя частный вид теоремы, приведенный в задаче 2.2 (см. задачу 2.4). Но диофантов алгоритм используется во всех случаях.

В качестве иллюстрации положения П4.5 рассмотрим, например, четвертую строку дробей (раздел 2.3.2) при $d = \tau^{-2}$. Мы находим: $k = 4$, и видимые пары в этой строке (1, 3), (3, 5), (5, 7), (7, 2) дают $(1/3) + (1/15) + (1/35) + (1/14) = 1/2$ ($x = 2$, когда d больше 90°, и $x = n$, когда d находится между $180°/n$ и $180°/(n-1)$).

ПРИЛОЖЕНИЕ 5

Модель Уильямса–Бриттэйна

П5.1. Алгоритм модели

В разделе 4.2.2 описываются соотношения между моделью аллометрического типа и моделью Уильямса–Бриттэйна [895]. Ниже приведено более полное описание последней модели и даны примеры этих соотношений. Обе модели учитывают парастихийную пару (m, n), расхождение d, пластохронное отношение R и угол пересечения γ парастихийной пары — параметр, который в других моделях не учитывается.

Модель Уильямса–Бриттэйна сформулирована в центрическом представлении. Круглые примордии возникают один за другим согласно механизму, основанному на **правиле Гофмейстера** и **гипотезе Сноу**. Согласно правилу, примордий возникает в месте наибольшего свободного пространства, в максимально возможном удалении от уже существующих примордиев. Согласно гипотезе, примордий возникает, когда свободное пространство достигает некоторого минимального размера и расположено на минимальном расстоянии от центра C апекса.

Примордий X имеет полярные координаты ∇_X и r_{CX}, причем ∇_X не изменяется во время роста системы, так что примордий перемещается радиально. Параметр r_{CX} (расстояние от центра примордия X до C) изменяется непрерывно как функция постоянного пластохронного отношения R и так, что отношение $q = r_{PX}/r_{CX}$ остается постоянным (r_{PX} — радиус примордия). Примордий возникает в пластохроне T_X.

Центр первого примордия всегда имеет координаты $\nabla_1 = 0°$ и $r_{C1} = 1$. Второй прмордий обязательно возникает в точке с координатами $\nabla_2 = 180°$, и поскольку он занимает все пространство, свободное при его рождении, его центр находится на окружности радиуса 1 с центром в C, так что $r_{C2} = 1$ и $r_{P2} = q$. В течение этого времени примордий 1 перемещается радиально в точку $r_{C1} = R$, $r_{P1} = q$. Возраст системы $T_2 = 2$ пластохрона. Третий примордий возникнет в одном из двух свободных мест между первыми двумя; выбор произволен. Значения r_{C3}, r_{P3} и ∇_3 должны определяться вместе

со значением T_3, при котором свободное пространство будет достаточно велико для помещения данного примордия в существующую структуру.

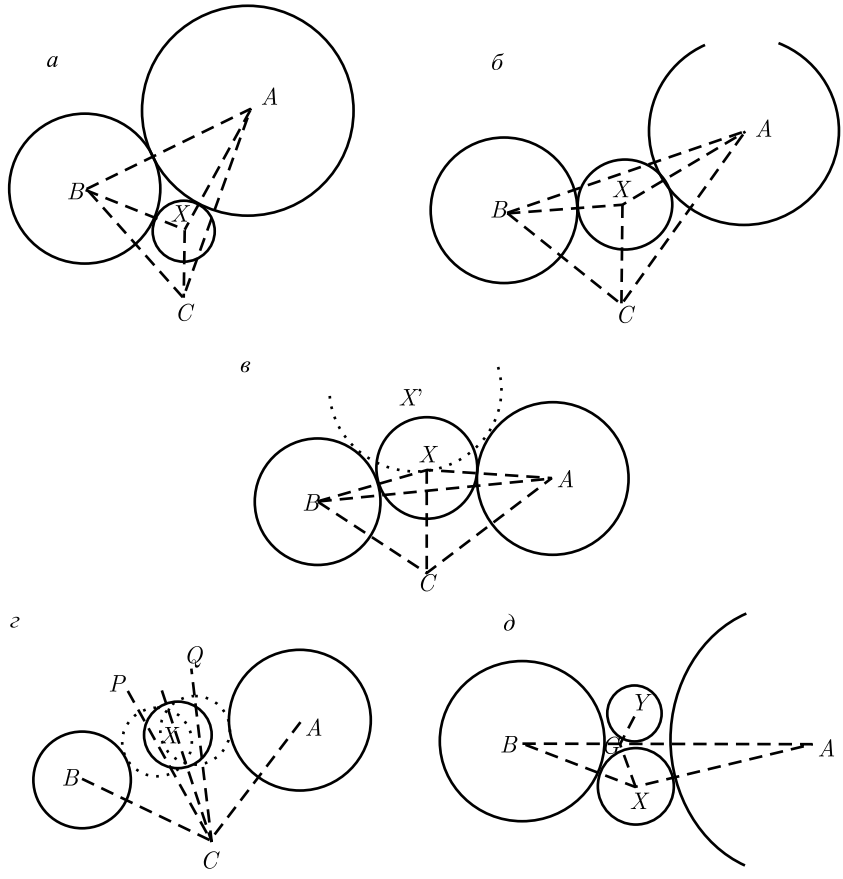


Рис. П5.1. Пять вариантов размещения примордия X между существующими примордиями A и B (Уильямс и Бриттэйн [895].)

Существует общий алгоритм, позволяющий определять параметры ∇_X, r_{PX}, r_{CX} и T_X примордия X, закладываемого между примордиями A и B. Примордий должен появляться в наибольшем свободном пространстве. Для точного определения этого пространства алгоритм будет повторяться

для каждого из имеющихся свободных пространств, и примордий появится в том месте, где значение T_X минимально. Как показано на рис. П5.1, можно рассмотреть пять вариантов размещения нового примордия. Проведем анализ только самого важного случая, то есть случая *б*.

Предполагается, что примордий X касателен к A и B и что X и C находятся на одной стороне от отрезка AB. Величина r_{PX} оценивается визуально, по возможности точно. Поэтапное применение теоремы косинусов позволяет по известным параметрам r_{CA}, r_{CB}, r_{PA}, r_{PB}, ∇_A и ∇_B вычислить значения AB, углов CAB, BAX, CAX и, наконец, расстояния $XC = r_{CX}$. Затем значение q сравнивается с отношением r_{PX}/r_{CX}, и процесс повторяется с новым значением r_{PX}; операция повторяется до тех пор, пока различие между r_{PX}/r_{CX} и q не станет меньше значения 0.0001, установленного авторами модели. После этого значения r_{PX}, r_{CX} и ∇_X распечатываются. Величина T_X, конечно же, может быть определена по времени появления T_Y любого примордия Y согласно формуле

$$R[\exp(T_X - T_Y)] = r_{CY}/r_{CX},$$

где r_{CY} и r_{CX} определены в T_X. Получаем

$$T_X = T_Y + [\ln(r_{CY}/r_{CX})]/\ln R \quad \text{и} \quad T_X \geqslant X.$$

Когда $T_X = X$, центр примордия находится на окружности радиуса 1 с центром в C. Когда $T_X > X$, свободное пространство не является достаточно большим, чтобы вместить новый примордий, $r_{CX} < 1$, и примордий X появляется с задержкой $T_X - X$, а его центр лежит вне окружности.

Алгоритм может быть легко адаптирован к другим ситуациям на рис. П5.1. В случае *в* существует много решений; решения, лишенные биологического смысла, отвергаются (напимер, рождение большего, чем уже существующие, примордия). В случае *г* пространство между A и B превышает необходимое для закладки X. Тогда угол PCQ, образуемый двумя крайними положениями X, делится обратно пропорционально пластохронным интервалам $T_X - T_A$ и $T_X - T_B$, и центр примордия X, как следствие, помещается внутри угла PCQ.

Авторы показали, как можно использовать разработанную ими модель для получения паттерна (3, 2) в системе с положениями примордиев 1 и 2, определенных выше, и значениями $R = 1.49049$ и $q = 0.6946$, динамически вычисляя положение каждого последующего примордия и используя различные алгоритмы, схематично изображенные на рис. П5.1, в зависимости от значения X нового примордия. С примордием $X = 24$, устанавливается стабильная система (3, 2) касательных окружностей увеличивающегося размера, где $\gamma = 102.34°$ и $d = 141.28°$.

П5.2. Результаты

Таблица П5.1 показывает главные результаты моделирования, то есть контактные спиральные системы (m, n), полученные при различных значениях R и q. В таблице приведены значения расхождения d в градусах и угла пересечения γ встречных спиралей.

Единственные системы Фибоначчи, которые авторам удалось воспроизвести — (2, 1) и (3, 2). Не считая нескольких неустойчивых кольцевых систем (2, 2), (3, 3) и (4, 4), все полученные системы имеют вид $(m+1, m)$. Уильямс и Бриттейн пришли к выводу, что системы с большими вторичными числами не возникают *de novo*, а появляются благодаря эволюции систем, имеющих малые вторичные числа. Путем небольшого уменьшения R при появлении каждого последующего примордия авторам удалось получить паттерн (8, 5) из (2, 1) и (11, 7) из (4, 3). Уильямс и Бриттейн показывают, что при $R = 2.18766$ уменьшение q позволяет системе изменяться с (2, 2) на (3, 2); при этом угол расхождения приближается к углу Фибоначчи, а значение γ увеличивается до 64.6°. Они, наконец, приводят соображения по устойчивости двурядных, спирально-двурядных и спирально-однорядных систем, которые могли бы появиться при окружении апикального купола границами каждого нового примордия перед закладкой следующего примордия (листья сложностебельных растений).

Таблица 4.3 (таблица определения паттернов) и таблица П5.1 могут быть использованы для проверки утверждений, приведенных в разделе 4.2.2. Например, если $m+n = 7$ при $R = 1.349$, то $\gamma = 79.36°$, и таблица 4.3 дает (посредством интерполяции) примерно такое же значение γ. Для $\gamma = 73.82°$ и $m + n = 5$ таблица П5.1 дает $R = 1.91$, а таблица 4.3 — примерно такое же значение посредством интерполяции. Небольшие различия между значениями R или γ, полученными из этих моделей, возникают вследствие того, что модель аллометрического типа применяет предельные углы расхождения, а модель Уильямса–Бриттэйна — нет (101.3° вместо 99.5° в первом случае; 136.76° вместо 137.5° во втором случае). Интересно отметить, например, в случае системы (2, 3) в таблице П5.1, что, когда R уменьшается, γ возрастает, и тот же феномен четко прослеживается в таблице 4.3. В случае приблизительно постоянного γ (например, 111°) в таблице П5.1, когда R уменьшается, $m+n$ возрастает, что также наблюдается в таблице 4.3. Модель Уильямса–Бриттэйна ограничивается несколькими типами спиральных систем. Наконец, следует иметь в виду, что значения параметров R и γ перекрестной системы (2, 2), приведенные в таблице П5.1, сравнимы с соответствующими значениями R и γ в таблице 4.3. В от-

Таблица П5.1. Системы, полученные Уильямсом и Бриттейном [895] на основании значений филлотаксисного индекса P. I. в интервале 1–4

R	q	d	(m, n)	γ
3.54892	0.89236	142.65°	(1, 2)	90.27°
3.54892	0.93933	87.63°	(2, 2)	63.59°
2.58311	0.83468	136.75°	(1, 2)	106.82°
2.18766	0.82484	131.69°	(2, 3)	61.74°
2.18766	0.85035	94.64°	(2, 2)	90.11°
1.90744	0.80000	136.76°	(2, 3)	73.82°
1.90744	0.80000	91.30°	(2, 2)	101.14°
1.79771	0.7758	138.07°	(2, 3)	79.49°
1.79771	0.7758	90.70°	(2, 2)	106.50°
1.70352	0.7528	139.09°	(2, 3)	84.82°
1.70352	0.7528	90.01°	(2, 2)	111.71°
1.62226	0.7316	139.99°	(2, 3)	91.03°
1.62226	0.7316	91.17°	(2, 2)	116.73°
1.55181	0.7121	140.55°	(2, 3)	96.64°
1.49049	0.6946	141.28°	(2, 3)	102.34°
1.43690	0.6790	141.55°	(2, 3)	107.66°
1.43690	0.6790	98.46°	(3, 4)	
1.38989	0.6653	140.85°	(2, 3)	111.91°
1.38989	0.6653	99.14°	(3, 4)	73.55°
1.34853	0.6398	101.30°	(3, 4)	79.36°
1.31204	0.6066	100.51°	(3, 4)	85.44°
1.25111	0.5473	101.45°	(3, 4)	97.17°
1.20298	0.5022	101.76°	(3, 4)	107.69°
1.20298	0.5022	56.77°	(3, 3)	124.02°
1.14850	0.4546	44.53°	(4, 4)	109.61°
1.10931	0.4033	79.41°	(4, 5)	111.95°
1.07296	0.3236	65.18°	(5, 6)	111.44°

Примечание: R — известное пластохронное отношение (см. (4.21)); параметр q определен в тексте; d, (m, n) и γ — соответственно, угол расхождения, контактная парастихийная пара и угол пересечения встречных парастих.

ношении данных Уильямса [894], рассматриваемых в разделе 8.3.2, можно сказать, что кольцевые системы ведут себя подобно многопарным системам.

Приложение 6

Интерпретация филлотаксисных гистограмм Фуджиты

В разделе 5.6.1 мы начали анализировать диаграммы распределения частот Фуджиты. Утверждалось, что можно идентифицировать многие источники ошибок, присутствовавшие при составлении этих диаграмм. К их числу можно, например, отнести использование контактных парастих и способ, которым Фуджита определял их на поперечных срезах и прямым наблюдением, присутствие тройных контактных точек, число изученных видов, уровни, на которых производились поперечные срезы, способ, которым Фуджита измерял углы расхождения, относительная простота, с которой могли наблюдаться парастихи, и определение оси растений (см. в разделе 5.6.2 анализ рисунка 5.2). Рассмотрим подробнее эти утверждения.

Отсутствие разграничений между контактными, явными и видимыми встречными парастихийными парами, а также присутствие большого числа таких пар в одной системе (см. раздел 2.2) значительно тормозило развитие предмета филлотаксиса с самого момента его появления (см. раздел 2.1). Начиная с 1830-х годов отсутствие ясных определений этих терминов создало длинную историю путаницы и преград, ставших причиной серьезных ошибок в выводах исследователей. Такие однозначно определенные термины были введены Адлером [2, 4] уже после того, как статьи Фуджиты были опубликованы.

Понятие контактных парастих, используемое Фуджитой [234, 235] для определения наблюдаемых им паттернов, просматривается до некоторой степени ясно. В теоретическом анализе паттернов рассматриваются не контактные, а видимые встречные парастихийные пары. Как правило, контактная пара является видимой и встречной, но форма примордиев, обеспечивающая контакт, не учитывается, и это может вводить в заблуждение. Тот факт, что через одни и те же точки могут быть прочерчены различные парастихийные пары, приводит к различным формам примордиев (то есть к различным множествам контактных парастих с одинаковым углом расхождения). Форма примордия определяет значение угла пересечения кон-

тактной парастихийной пары, но нас прежде всего интересует значение, ближайшее к 90°. Последний угол может не иметь никакого отношения к первому. Следовательно, для того, чтобы можно было четко и ясно определить, наблюдаем ли мы систему (1, 2) или (3, 2), мы должны использовать строгое понятие явной парастихийной пары.

Контактная парастихийная пара (3, 2) во многих случаях может быть явной парастихийной парой (2, 1), (3, 2) или (5, 3). Когда в так называемой тройной точке три примордия одинаково удалены друг от друга, одновременно можно видеть две явные парастихийные пары. Таким образом, система, идентифицированная Фуджитой на основе контактных парастих как (3, 2), может в то же самое время быть совокупностью систем (2, 1) и (3, 2) или систем (3, 2) и (5, 3). Вероятно, Фуджита не отмечал в своей таблице систему (3, 2) как (2, 1) или (5, 3).

Почему же на нормальных кривых Фуджиты, центрированных в 137.5°, наблюдаются вторые максимумы в 132°? Фуджита [234, 235] не представил критериев статистической значимости кривых. Рассматривая, например, кривую № 1 [235], можно видеть, что среди 121 угла (в интервале от 128° до 147°), распределенного более чем на 20 категорий, отмечено 8 углов со значением 132°. Ожидаемое среднее в каждой категории равно 6, и два измерения выше — едва ли существенный максимум, особенно если учесть трудность измерения углов с точностью до 1°. Анализ всех измерений Фуджиты для систем (2, 1) показывает, что в точке 132° процент (5.6%) незначительно выше среднего, учитывая, что значения для 130°, 131°, 133°, 134° и 135° равны, соответственно, 3%, 3.8%, 4.2%, 3.4% и 3.8%. Вторые максимумы в точках 132°, 140° или 142° возникают только вследствие естественного разброса, основанного на относительно очень маленьких выборках. Действительно, эти максимумы спадают при оценке большего числа видов. Для систем (3, 2), где было измерено 2 385 углов на 13 видах, эти максимумы ниже, чем для систем (2, 1), где было измерено 266 углов на трех видах. В частности, максимум в точке 132° в системах (2, 1) на 50% выше, чем в системах (3, 2), а максимум в точках 140° или 142° в системах (2, 1) — выше на 100%.

Максимум в точке 142° для систем (3, 2) может быть устранен различными способами. Например, в филлотаксисной модели контактного давления 142° — значение угла расхождения, при котором филлотаксис одновременно выражен числами (3, 2) и (3, 5). Таким образом, данный пик мог бы соответствовать точке, в которой система (5, 3) замещает систему (3, 2), отмеченную Фуджитой. В таком случае мы имеем дело с системой (5, 3), так что локальный максимум в точке 142° должен исчезнуть. В некоторых системах минимум в точке 135° может быть более важным, чем пик в точ-

ке 132°. Действительно, в модели контактного давления 135° — значение угла расхождения, при котором система одновременно показывает филлотаксис (8, 5) и (3, 5). Если Фуджита отметил в таблице систему (8, 5) как (5, 3), этот минимум также должен исчезнуть. Можно написать множество интересных сценариев заполнения оврагов и сглаживания холмов на графиках Фуджиты. Очевидно, нити в его протокольной сетке были натянуты не достаточно туго, чтобы уловить тонкое поведение потенциальных данных.

Фуджита [237] провел следующие наблюдения относительно системы (3, 2) у пяти экземпляров *Cuscuta japonica*. При появлении примордия номер 5 начинает отчетливо просматриваться система (3, 2), угол между первыми двумя примордиями равен 180°, а между примордиями 4 и 5 (для каждого экземпляра) — 137°, 135°, 144°, 147° и 127°, соответственно. Углы между примордиями 2 и 3, 3 и 4 находятся в интервале [110°, 147°]. Но как тогда быть с видами, о которых Фуджита сообщает в [235]? Конечно, я не имею в виду, что Фуджита отфильтровывал свои результаты, однако не ясно, который из многочисленных углов, отмеченных для одного и того же экземпляра, он выбрал и на каком основании.

Ясно, что нормальные кривые Фуджиты противоречат филлотаксисной модели контактного давления Адлера [2, 4]. Согласно этой модели, углы расхождения для систем (3, 5) должны находится в интервале [135.95°, 142.1°]. Для этой системы Фуджита, тем не менее, наблюдал 943 угла (из 2 201 наблюдения) в интервалах [128°, 135°] и [143°, 147°]. Экспериментально установлено, что для высших систем Фибоначчи, таких как (13, 21) и (21, 34), наблюдаемые углы расхождения фактически равны углу Фибоначчи. Согласно основной теореме филлотаксиса, в паттерне (21, 13) расхождение должно находиться в интервале [137.14°, 138.46°]. В модели Адлера этот интервал короче. Но тогда почему 49 из 77 углов, измеренных Фуджитой для системы (21, 13), находятся в интервалах [128°, 136°] и [139°, 147°]? Наблюдение углов вне допускаемых моделью интервалов можно объяснить тем, что растения не столь регулярны, как решетки, их представляющие. Но как тогда объяснить, почему Фуджита не отметил почти ни одной системы (1, 2) с расхождением в интервале [147°, 180°]? Согласно Фуджите, расхождение этой системы главным образом находится в интервале [128°, 147°], тогда как в рамках гипотезы о контактном давлении углы в интервале [128.57°, 180°] одинаково вероятны?

Считая кривые Фуджиты достоверными и пытаясь их объяснить, Робертс [659] утверждал, что согласно разработанной им теории химического контактного давления (вариация на тему гипотезы Адлера) график распределения частот углов расхождения представляет собой прямоугольник. Это означает, что в интервале [135.95°, 142.1°] углы равновероятны. Но один и

тот же график не может одновременно показывать равномерное и нормальное распределение частот! Опираясь на основную теорему филлотаксиса, можно утверждать, что система с филлотаксисом, определяемым последовательностью $\langle 3, 8, 11, 19, \ldots\rangle$ или $\langle 5, 13, 18, 31, \ldots\rangle$ имеет предельные углы расхождения 132.2° или 139.53°, соответственно. Робертс использовал эти результаты при объяснении вторых пиков в точках 132°, 140° и 142°. Паттерну (m, n) соответствует прямоугольник с основанием (длина основания равна длине интервала, определяемого моделью контактного давления) большим, чем основание прямоугольника, соответствующего паттерну $(m+ + n, m)$. Таким образом, при возрастании филлотаксиса плотность распределения частот углов расхождения также возрастает, при этом на графике образуется пирамида прямоугольников (и огибающая ее нормальная кривая), с предельным углом расхождения при вершине. В результате данного процесса происходил бы отбор систем с предельным углом, тогда как нет никакого «намерения» или «стремления» со стороны растения к этому углу. Таким образом, неуместно рассматривать вышеупомянутые последовательности, обрабатывая статистические наблюдения. Более того, эти последовательности являются чисто гипотетическими (см. главу 7).

Допущение того, что теория контактного давления совместима с кривыми Фуджиты, влечет за собой определенные трудности. Их можно преодолеть, либо отклоняя кривые, либо признавая ограничения модели, которая не может рационализировать кривые при отсутствии возрастания филлотаксиса. Прежде чем ссылаться на аргументы Робертса, необходимо провести некоторый анализ протокола Фуджиты. Наконец, усреднение результатов измерений устранит их разброс и, кроме того, отсортирует тот или иной угол, скрыв, таким образом, возможное функциональное соотношение между углом расхождения и пластохронным отношением.

Условия, при которых Фуджита проводил наблюдения, неясны; похоже, его протокол просто не доработан. Поэтому разумно подвергнуть сомнению универсальность угла Фибоначчи в системах (2, 1) и (3, 2). Принимая во внимание перечисленные методологические недостатки, можно утверждать, что основы гистограмм Фуджиты являются сомнительными, и было бы уместно перепроверять эту информацию. Сбор данных должен базироваться на ясно определенных понятиях и на научно обоснованных протоколах.

ПРИЛОЖЕНИЕ 7

L-системы, теория Перрона–Фробениуса и рост нитевидных организмов

П7.1. Предварительные замечания

В разделе 3.5.2. были описаны L-системы, используемые для обработки филлотаксиса. Эти системы вложены в структуру объяснительной модели (глава 6), где L-системы образуются из матриц роста и производят филлотаксисные иерархии управления. На основании этого построения и за счет впервые осуществленного объединения L-систем со спектральной теорией Перрона–Фробениуса в дискретном функциональном анализе, в теории функций роста L-систем образовался побочный продукт (Джан [361, 369]). Это позволило усовершенствовать приложение теории функций роста L-систем к нитевидным организмам. С другой стороны, функции роста L-систем оказались ценным инструментом для теории Перрона–Фробениуса.

Список основных литературных источников по L-системам приведен в книгах Розенберга [678] и Розенберга и Салома [680]. Функция роста $f(t)$, при $t = 0, 1, 2, 3, \ldots$, представленная в разделе 6.1.2, имеет положительные целочисленные значения (числа в последовательных уровнях иерархий управления). Иерархия Фибоначчи может быть выражена как $\langle f(0), f(1) \rangle$, а P_r (раздел 6.2.1) описывается формулой $\sum_{k=0}^{w-1} f(k)$. Вводное описание теории функций роста дается в книгах Хермана и Витания [325]. Салома и Суаттола [694] дают представление об общей структуре предмета.

Теорема Перрона–Фробениуса гласит, что неотрицательная неразложимая квадратная матрица C имеет положительное собственное значение r, равное спектральному радиусу (называемому корнем Перрона), и положительный собственный вектор, соответствующий r. Более того, если λ_j, где $j = 1, 2, \ldots, h$, являются собственными значениями модуля $r = \lambda_1$ (говорят, что матрица C является циклической с индексом h), то $\lambda_j = re^{2\pi i(j-1)/h}$, а $\lim C^t/r^t$ существует тогда и только тогда, когда матрица C примитивна $(h = 1)$ (Гантмахер [238] или Варга [839]).

Доказательство положения 1*в* (глава 6) может быть проведено при помощи спектрального анализа матриц Фробениуса следующим образом: характеристические многочлены матриц порядка $w = 2, 3, 4, \ldots$ равны $\lambda^w - \lambda - 1$, а спектральные радиусы r_w, значения которых находятся между 1 и 2, приближаются к 1, когда w возрастает. Такие матрицы примитивны, и $\lim_T S_w(T) = r_w - 1$ монотонно стремится к 0 при возрастании w. Функция $S_2(T)$ строго убывает к $\tau^{-1} \approx 0.618$ начиная с $T > 2$, тогда как для других матриц $S_w(T) < 1/2$ для всех T. Матрицы роста для одной и той же иерархии имеют одинаковый спектральный радиус.

Среди новых результатов можно упомянуть условия для того, чтобы функция $f(t)$ была асимптотически равна br^t, где b — постоянная, и $f(t)$ — функция роста L-системы, произведенной неразложимой матрицей C со спектральным радиусом r, а также условия сходимости отношений $f(t+1)/f(t)$, $f(t)/r^t$ (теорема П7.1) и C^t/r^t (теорема П7.2). Значение этих отношений определяется в виде коэффициентов собственных значений матрицы C в аналитическом выражении для $f(t)$, то есть

$$f(t) = \sum_{j=1}^{s} p_j(t)\lambda_j^t, \qquad \text{(П7.1)}$$

где λ_j $(j = 1, 2, \ldots, s)$ — различные собственные значения C (матрица C должна быть неразложимой), а $P_j(t)$ — многочлен степени s_j в такой функции $f(t)$, что $s_j + 1$ алгебраически кратно λ_j. Множители $p_j(t)$ определяются как $f(i), \ldots, f(n-1)$, где $i = 0$, если 0 — не собственное значение, иначе i кратно собственному значению 0. Если $s = n$, коэффициенты p_j — константы (Голдберг [254]).

Если не оговорено противное, мы рассматриваем неотрицательные неразложимые матрицы $C = (c_{ij})$ порядка n с целочисленными элементами. Читатель может обратиться к разделу 3.5.2 (где C — матрица, элементы которой только единицы и нули) для знакомства со специальными терминами; впрочем, их значения легко расширяются. Например, рассмотрим матрицу

$$\begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 2 & 0 \end{bmatrix},$$

где алфавит $A = \{a_1, a_2\}$, а $w_0 = a_1$; тогда $P(a_1) = a_1a_2a_2$, $P(a_2) = a_1$, $f(0) = 1$, $f(1) = 3$, $f(2) = 5$, $f(3) = 11$, и т. д. Понятие функции роста с положительными целочисленными аргументами и положительными целочисленными значениями, а также понятие матрицы роста могут быть

обобщены. Приведем пример такого обобщения. Если матрица имеет вид

$$\begin{bmatrix} 1/2 & 1/5 \\ 1/3 & 0 \end{bmatrix},$$

то алфавит $A = \{a_1 a_2\}$, и если $w_0 = a_1$ то $P(w_0) = a_1^{1/2}$, $P(w_1) = a_1^{1/4} a_2^{1/6} a_3^{1/15}, \ldots$, $f(0) = 1$, $f(1) = 1/2 + 1/3$, $f(2) = 1/4 + 1/6 + 1/15, \ldots$, и анализ этой матрицы может быть проведен с использованием матрицы $30C$. Теорема П7.1 может быть обобщена; тогда ее доказательство становится доказательством теоремы Перрона – Фробениуса для случая, когда $\lim f(t)/f(t-1)$ существует.

Ниже изложены главные результаты, касающиеся асимптотического поведения упомянутых выше отношений. Доказательства и примеры случаев, с существующими или не существующими пределами, а также развитие приложений приведены в [369].

П7.2. Теоремы и приложения к ним

Теорема П7.1. *Предел* $\lim f(t+1)/f(t)$ *существует тогда и только тогда, когда* $\lim f(t)/r^t$ *существует. Если* C *— циклическая матрица с индексом* h*, то первый предел существует тогда и только тогда, когда* $p_2 = p_3 = \cdots = p_h = 0$*, где* p_j *— коэффициенты собственных значений модуля* r *(отличаются от* r*) в уравнении* (П7.1)*. Когда* C *примитивна, эти пределы существуют. Первый предел равен* r*, а второй —* p_1*.*

Теорема П7.2. *Если* C *— примитивная матрица роста порядка* n*,* $f_j(t)$*,* $j = 1, 2, \ldots, n$*, функция роста определяется как* $m_i = \delta_{ij}$*,* $i = 1, 2, \ldots, n$ *— число символов* a_i *в аксиоме* w_0*,* p_{1j} *— коэффициент* r^t *в аналитическом выражении для* $f_j(t)$*, и если* $x = (x_i)$ *— положительный собственный вектор, соответствующий* r*, то*

$$\lim_t C^t/r^t = (p_{11}x, p_{12}x, \ldots, p_{1n}x)\Sigma x_i,$$

и если C *— сопровождающая матрица*

$$p_{1j} = \left(\sum_{i=0}^{n-1} r^i\right) \frac{g_j(r)}{g'(r) r^{n-j+1}},$$

где g' *— производная характеристического многочлена*

$$g(\lambda) = \lambda^n - \sum_{i=1}^{n} b_{n-i}\lambda^{n-i} \quad \textit{и} \quad g_j(\lambda) = \sum_{k=j}^{n} b_{n-k}\lambda^{n-k}.$$

Теорема П7.3. *Если C — циклическая матрица с индексом h $(h > 1)$ или примитивная $(h = 1)$, то*

$$\lim_t \sum_{i=0}^{h-1} \frac{f(t+i)}{r^{t+i}} = hp_1 \neq 0 \quad \textit{и} \quad \lim_t \left[\sum_{i=1}^{t} f(i)^b\right]^{1/tb} = r$$

для каждого положительного вещественного числа b, и $\lim_t f(t+h)/f(t) = r^h$.

В следующей теореме символы в алфавите A L-системы обозначаются для удобства $a, b_1, b_2, \ldots, b_{m-1}, c_1, c_2, \ldots, c_{n-1}$, вместо $a_1, a_2, \ldots, a_{m+n-1}$, как в главе 3. Матрица C, определяющая эту систему, имеет порядок $m+n-1$ и является циклической матрицей с индексом h, равным наибольшему общему делителю m и n.

Теорема П7.4. (1) *Рассмотрим такую L-систему, производимую матрицей C, что A содержит $m + n - 1$ символов, $P(a) = b_1c_1$, $P(b_1) = b_2$, $P(b_2) = b_3, \ldots$, $P(b_{m-1}) = a$, $P(c_1) = c_2$, $P(c_2) = c_3, \ldots$, $P(c_{n-1}) = a$. Тогда спектральный радиус r матрицы C находится в интервале $[1, 2]$ и*

$$r = \lim_t [f(t-m)/f(t-n)]^{1/(n-m)}.$$

(2) *Если $n = 2m$, то $r = \tau^{1/m}$, $f(t+m) \approx \tau f(t)$ при больших t, и функция $f(t)$ не может быть аппроксимирована выражением вида br^t, где b постоянно, при $m > 1$.*

Салома и Суаттола [694] дают пределы для $f(t)$ и $f(t+1)/f(t)$ (то есть pq^t и q, соответственно), где $p = f(0)$ и q — число символов в самом длинном слове $P(a_i)$. Я получил более низкие пределы, выражаемые в виде функции спектрального радиуса r, когда матрица C неразложима (положение 3, Джан [369]). Салома и Суаттола, разрабатывающие теорию L-систем, не приводят условия сходимости отношений $f(t+1)/f(t)$ и $f(t)/r^t$. Они не используют такие термины, как сильно связанный, неразложимый, примитивный и циклический, встречающиеся в теории Перрона – Фробениуса.

Теоремы П7.1... П7.4 пригодны в качестве приложений к теории матриц Лесли (содержат не нулевые элементы только в первой строке и первой поддиагонали) в популяционной биологии. Например, теорема П7.2 дает так называемую теорему Лесли (сформулирована в книге: Калл и Вогт [141]). Полученные результаты позволяют осуществлять анализ клеточных популяций и контроль последовательности клеточных поколений без применявшегося Линденмайером [474] искусственного старения, а также исправлять

Таблица П7.1. Значения функции $\lim_t f(t-m)/f(t-n) = r^{n-m}$ при $m, n = 1 \ldots 8$

	n							
m	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1	1.6180	2.1478	2.6297	3.0794	3.5063	3.9146	4.3079
2	0.6180	1	1.3247	1.6180	1.8918	2.1478	2.3933	2.6297
3	0.4655	0.7548	1	1.2207	1.4251	1.6180	1.8012	1.9774
4	0.3802	0.6180	0.8192	1	1.1673	1.3247	1.4741	1.6180
5	0.3247	0.5285	0.7016	0.8566	1	1.1347	1.2627	1.3850
6	0.2852	0.4655	0.6180	0.7548	0.8812	1	1.1127	1.2207
7	0.2554	0.4178	0.5551	0.6783	0.7919	0.8987	1	1.0969
8	0.2321	0.3802	0.5056	0.6180	0.7219	0.8192	0.9116	1

Примечание: Эти отношения сравнимы с непосредственно наблюдаемыми на разветвленных структурах, например, нитевидных организмов. (Джан [369]).

неправильные выводы и неопределенность относительно возможности или невозможности аппроксимации $f(t)$ выражением вида br^t и анализировать поведение функций роста нитевидных организмов (изучаемых Линденмайером [473, 474]).

Кроме того, Лак [486] приводит таблицу для частного $f(t-m)/f(t-n)$ (до трех десятичных разрядов) для больших t (таких, что значение $f(t)$ приблизительно равно 10^6; очень медленная сходимость) и для значений m и n между 1 и 15. Знание этих отношений полезно в изучении ветвящихся структур нитевидных организмов, таких как *Anabaena catenula* (синезеленая водоросль, $m = 4$, $n = 5$), *Chaetomorpha linum* (синяя водоросль, $m = 3$, $n = 5$), *Callithamnium roseum* (красная водоросль), *Protonema* (мох, $m = 1$, $n = 5$) и *Athyrium filix-Femina* (папоротник, $m = 1$, $n = 3$). Основанная на теореме П7.4, таблица П7.1 для различных m и n дает значения $\lim_t f(t-m)/f(t-n) = r^{n-m}$ с необходимой точностью. Значение этого предела может быть получено из уравнения $\lambda^{m+n-1} - \lambda^{m-1} - \lambda^{n-1} = 0$, наибольший корень которого в абсолютном значении в точности соответствует корню Перрона r. Частный случай второго предела в теореме П7.3 — $\lim_t [Ft + 2]^{1/t} = \tau$ (предложен Халбергом [294]).

Приложение 8

Теория формирования предпаттернов Мейнхардта–Гирера

Многие авторы полагают, что механизмы формирования предпаттернов составляют один из самых важных аспектов морфогенетических явлений. Например, Эдвардс [192] и Хермант (раздел 3.4.2) получили филлотаксисные предпаттерны, используя проективную геометрию (Эдвардс) и топологию (Хермант). Согласно большей части теорий, участок формирования органа определяется химическим предпаттерном, образующимся под воздействием механизма реакции диффузии. Под **предпаттерном** в данном приложении подразумевается установление градиента концентрации веществ при почти равномерном исходном распределении. В таком контексте наблюдаемые в организмах паттерны рассматриваются в качестве результатов взаимодействия их составных частей (клеток, генов или молекул).

Одна из моделей, заслуживающая особого внимания, — модель Гирера и Мейнхардта (см. библиографический список). Данная модель основана на принципе формирования паттернов путем молекулярной активации и ингибирования. Активация представляет собой автокаталитический процесс с коротким пространственным диапазоном, тогда как ингибирование, как полагают, является процессом взаимодействия сравнительно дальнего диапазона, необходимого для обеспечения стабильности развивающихся структур. В разделе 8.6.2 было показано, как эта модель была использована Рихтером и Шраннером [643]. Бердинг, Харбих и Хакен [48] использовали ее для получения предпаттернов соцветий и стеблей с листьями.

Для более наглядного объяснения этого принципа Мейнхардт [534] предлагает следующую аналогию. Река может образоваться в результате незначительного понижения в ландшафте. Капли дождя аккумулируются в почве, ее эрозия ускоряется, и большее количество воды устремляется в недавно образовавшуюся долину. Таким образом, формирование паттерна частично является результатом явлений автоувеличения и автокатализа. По мере формирования паттерна автокатализ может быть ингибирован

на каком-либо другом участке, в более обширной зоне, так как при накоплении воды в долине эрозия на некотором расстоянии исчезает. Мейнхардт и Гирер называют данное явление ингибированием дальнего действия.

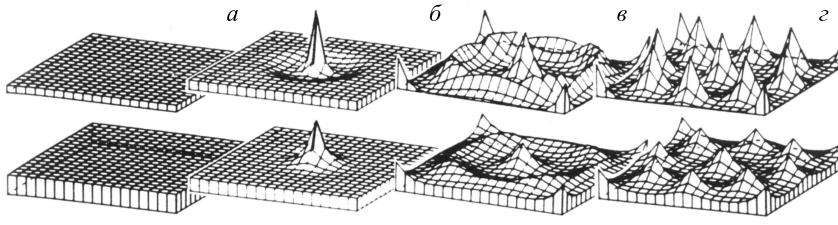


Рис. П8.1. Компьютерное моделирование формирования паттерна в двумерном поле клеток под воздействием активатора и ингибитора (Мейнхардт [534].)

В данном механизме участвуют два вещества: обеспечивающее автокатализ ближнего действия (активатор a), и уравновешивающее это действие (ингибитор h), диффузия которого протекает быстрее. Взаимодействие a и h описывается дифференциальными уравнениями

$$\frac{\partial a}{\partial t} = \frac{ca^2}{h} - \mu a + D_a \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} + \rho_0, \quad \frac{\partial h}{\partial t} = ca^2 - \nu h + D_h \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}. \qquad (\text{П8.1})$$

Например, в первом уравнении, где учитывается закон диффузии Фика (слагаемое $D_a \partial^2 a/\partial x^2$), скорость производства активатора, пропорциональная a^2, замедляется действием ингибитора $(1/h)$, и молекулы активатора распадаются пропорционально количеству молекул $(-\mu a)$. Член уравнения ρ_0 представляет начальное производство активатора, необходимое для начала процесса автокатализа.

Эти уравнения позволили авторам рассчитать изменения в концентрациях a и h за короткие и длинные промежутки времени. На рис. П8.1 показан механизм формирования паттернов, описываемый уравнениями (П8.1). Предполагается, что клетка в центре рисунка имеет концентрацию активатора немного выше средней. Это приводит к локальному возрастанию a и, вследствие одновременного производства h, к спаду концентрации a вокруг возникающего пика. В конечном счете возникает более или менее периодический паттерн.

Следующие соображения наглядно объясняют, почему уравнения (П8.1) производят устойчивые паттерны. Для упрощения допустим, что величина h постоянна, и будем считать, что первое уравнение принима-

ет вид $da/dt = a^2 - a$. При $a = 1$ возникает динамическое равновесие $(da/dt = 0)$, которое является неустойчивым, поскольку при незначительном увеличении значения a концентрация активатора a будет продолжать расти из-за квадратичного показателя степени. С другой стороны, если величина h не постоянна и если $dh/dt = a^2 - h$, в состоянии равновесия $(a^2 = h)$ выражение $da/dt = a^2/h - a$ принимает вид $da/dt = 1 - a = 0$. На сей раз равновесие устойчиво при $a = 1$, поскольку при $a > 1$, $da/dt < 0$ и концентрация возвращается к величине $a = 1$.

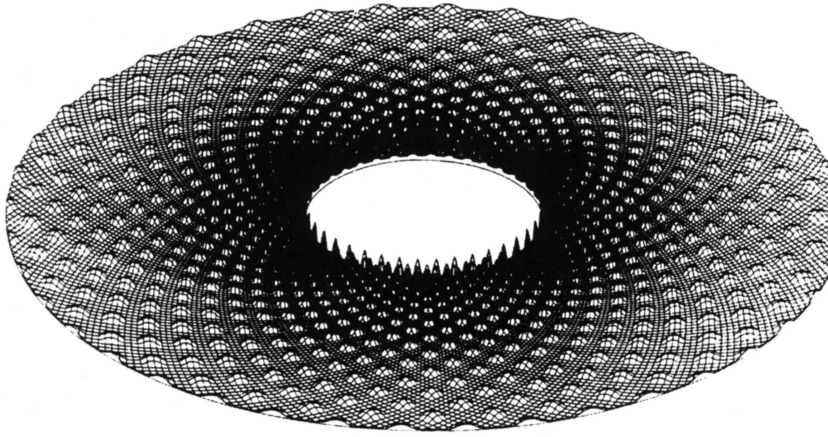


Рис. П8.2. Пространственное распределение активирующего морфогена. Каждое выпячивание соответствует максимуму концентрации морфогена. Число спиралей в каждом направлении постоянно (=40) (Бердинг, Харбих и Хакен [48].)

Системы того же типа, что и системы Мейнхардта – Гирера и Тьюринга [838], подобны в том смысле, что они могут производить одни и те же типы паттернов (см. Бард и Лаудер [31]; Лакалли и Харрисон [439]). Однако, будучи расширены, уравнения (П8.1) могут быть использованы для моделирования групп клеток, ветвящихся паттернов, паттернов листьев и т. д. Мейнхардт [534] показал, что, принимая за область ингибирования кончик стебля, можно моделировать двурядность и перекрест из цилиндрического паттерна клеток, рост которого происходит путем удвоения верхнего ряда клеток. Как только расстояние от последнего примордия до центра апекса становится достаточно большим, появляется новый примордий, индуцированный новым максимумом концентрации активатора.

Бердинг [48] получил спиральные предпаттерны, напоминающие паттерны в соцветии подсолнуха (см. рис. П8.2), посредством механизма реакции диффузии, подобного механизму Мейнхардта – Гирера, где коэффициенты диффузии представляют собой возрастающие функции расстояния от полюса спиралей.

Гудвин и Бриер [259] выдвинули предположение о том, что механико-химические поля, основанные на цитоскелетно-ионных взаимодействиях, могут быть универсальным основанием морфогенеза. Следовательно, поля, основанные на кинетике реакции диффузии Тьюринга и Мейнхардта – Гирера, возможно, играют второстепенную роль в морфогенезе. Таким образом, согласно этому предположению не существует таких категорий, как морфогены. Это могло бы объяснить тот факт, что такие вещества никогда не идентифицировались. Харрисон [314] дает представление о статусе теорий реакции диффузии в целом.

ПРИЛОЖЕНИЕ 9

Гиперболические преобразования цилиндрической решетки

Модель, описываемая уравнениями (4.11) и (4.13)

$$r = p(\gamma)/(m+n)^2,$$

$$p(\gamma) = (\tau^3/2\sqrt{5})(\sqrt{5}\operatorname{ctg}\gamma + (5\operatorname{ctg}^2\gamma + 4)^{1/2}),$$

где r — возрастание, а γ — угол пересечения парастихийной пары (m, n), показывает, что филлотаксисная решетка подвергается гиперболическим преобразованиям при изменении трех параметров модели.

Основываясь на работе Джана [373], рассмотрим систему, для которой (m, n) остается неизменным на протяжении некоторого периода времени, когда γ изменяется. В этом случае точка $(r, \operatorname{ctg}\gamma)$ перемещается по гиперболе, определяемой соотношением

$$br\operatorname{ctg}\gamma = r^2 - a,$$

то есть

$$y^2 - bxy - a = 0,$$

где $a = \tau^6/5(m+n)^4$, $b = (5a)^{1/2}$, $r = y$ и $x = \operatorname{ctg}\gamma$. Центр гиперболы имеет координаты (0, 0), а ее асимптоты — $y = bx$ и $y = 0$. Учитывая, что при данном явлении $r > 0$, следует рассматривать правую ветвь гиперболы.

Примем обхват g цилиндра равным 1 (см. рис. 4.1), так что при убывающем r филлотаксис возрастает. Будем считать, что g — переменная модели. При этом меняется только значение $p(\gamma)$:

$$p(\gamma, g) = (\tau^3/2\sqrt{5})(\sqrt{5}g\operatorname{ctg}\gamma + (5g^2\operatorname{ctg}^2\gamma + 4)^{1/2}).$$

Пусть параметры r (например, равное 1) и γ (например, значение 90°, либо приблизительно 120° для тройных контактов) будут постоянными. Тогда

становится очевидным, что при возрастании g возрастает $p(\gamma, g)$. Следовательно, согласно модели, возрастает $(m+n)^2$. Иными словами, при возрастании $m+n$ возрастает g, и наоборот.

Если принять $g \neq 1$, то точка $(r, \operatorname{ctg}\gamma)$ перемещается по сегменту гиперболы, определяемой соотношением

$$bgr \operatorname{ctg}\gamma = r^2 - a,$$

где $a = \tau^6/5(m+n)^4$, $b = (5a)^{1/2}$. Если теперь переменными являются $x = g$ и $y = (m+n)^2$, вместо r и $\operatorname{ctg}\gamma$, второе уравнение модели принимает вид

$$y^2 - cxy - d = 0,$$

где $c = \tau^3 \operatorname{ctg}\gamma/r$, $d = \tau^6/5r^2$. Если $\gamma \neq 90°$, мы имеем гиперболу с центром (0, 0) и асимптотами $y = cx$ и $y = 0$. При возрастании g величины r и γ остаются постоянными; решетка подвергается гиперболическому преобразованию. Если $\gamma = 90°$, мы имеем две параллельных прямых линии $y = \pm\sqrt{d}$. Гиперболы, приближающиеся к оси y в первом квадранте — аналоги ломаных линий, асимптотических к оси Y на рис. 2.3(2). Если $x = g$ и, следовательно, $(m, n) = (F_{k-1}, F_{k-2})$, то $y = (m + n)^2 = ((\tau^k - (-\tau)^{-k})/\sqrt{5})^2 = (4/5)(\sinh(k \ln \tau))^2$ при четном k, и $y = (4/5)(\cosh(k \ln \tau))^2$ при нечетном k (где $\sinh$ и $\cosh$ — гиперболические функции). Обратите внимание, что правая сторона уравнения (5.1) имеет вид $\cosh(m \ln R/2)/\cosh(n \ln R/2)$.

Тогда при возрастании g филлотаксис также возрастает, а угол расхождения d изменяется в соответствии с основной теоремой филлотаксиса (глава 2). Это означает, что d перемещается от одной до другой конечной точки вложенных интервалов, сходящихся к предельному углу расхождения системы.

При возрастании филлотаксиса возвращается исходное значение γ. Этот случай Боднар [60] определил термином **гиперболический поворот**. Боднар в четырех системах координат иллюстрирует поведение точек решетки при возрастании g, вызывающем возрастание филлотаксиса. Боднар вводит несколько частных формул, полученных методами гиперболической геометрии и выражающих упомянутое поведение точек. Модель аллометрического типа оправдывает необычную практику Боднара, состоявшую в изменении обхвата g стебля, и связывает его интуитивный подход с гиперболическим поворотом. В разделе 9.2.1 было показано, что при каждом гиперболическом повороте расстояние между двумя точками на аллометрической линии $r = p(\gamma)(m+n)^{-2}$ (угол γ постоянный) равно $\log \tau^{\sqrt{5}}$. Гудал [258] проводил анализ собственной формы отображения треугольников,

образующихся по алгоритму удлинения секущих (раздел 11.3.2), в котором использовал гиперболы в $(\lambda - \eta)$-фазном пространстве, где λ — параметр «секущей», а η — фактор расширения.

Но переменные r и (m, n), или g и (m, n), или r и γ — не единственные в системе. Можно рассмотреть относительные изменения других пар филлотаксисных параметров (например, r и g, g и γ). Все параметры уравнения (4.11) изменяются по мере развития филлотаксисного паттерна. Динамика филлотаксисной системы описывается уравнениями данной модели, контролирующей относительные изменения пяти параметров (включая g). Расхождение неявно управляется изменением (m, n) в соответствии с основной теоремой филлотаксиса.

Литература

[1] Abdulnur, S. F. & Laki, K. (1983). A two-dimensional representation of relative orientations of α-helix residues. *J. Theor. Biol.* **104**: 599–603.

[2] Adler, I. (1974). A model of contact pressure in phyllotaxis. *J. Theor. Biol.* **45**: 1–79.

[3] Adler, I. (1975). A model of space filling in phyllotaxis. *J. Theor. Biol.* **53**: 435–44.

[4] Adler, I. (1977a). The consequences of contact pressure in phyllotaxis. *J. Theor. Biol.* **65**: 29–77.

[5] Adler, I. (1977b). An application of the contact pressure model of phyllotaxis to the close packing of spheres around a cylinder in biological fine structures. *J. Theor. Biol.* **67**: 447–58.

[6] Adler, I. (1978). A simple continued fraction represents a mediant nest of intervals. *Fib. Q.* **16**: 527–9.

[7] Adler, I. (1984). Plant spiral and Fibonacci numbers: A mathematical gold mine. *Mathematical Medley* (Singapore) **12**: 29–41.

[8] Adler, I. (1986). Séparant les aspects biologiques de la phyllotaxie des aspects mathématiques, *54th ACFAS Congress, Montréal*, Unpublished Contributed Paper.

[9] Adler, I. (1987). Some questions of methods in phyllotaxis. *Mathematical Modelling* **8**: 756–61. (*Proc. 1st Int. Symp. on Phyllotaxis, U. of Berkeley*, July 1985; pp. 729–61 of *Proc. 5th Int. Conf. on Math. Modelling in Sci. and Tech.*)

[10] Adler, I. (1990). Symmetry in phyllotaxis. *Symmetry: Culture and Science* **1**(2): 171–81.

[11] Airy, H. (1873). On leaf-arrangement. *Proc. Roy. Soc.* **21**: 176.

[12] Allard, H. A. (1946). Clockwise and counterclockwise spirality observed in the phyllotaxy of tobacco. *J. Agri. Res.* **73**: 237–46.

[13] Allard, H. A. (1951). The ratios of clockwise and counterclockwise spirality observed in the phyllotaxy of some wild plants. *Castanea* **16**: 1–6.

[14] Allsopp, A. (1964). Shoot morphogenesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **15**: 225–54.

[15] Allsopp, A. (1965). Heteroblastic development in Cormophytes. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, XV(1), ed. W. Ruhland. New York: Springer-Verlag, pp. 1172–1221.

[16] Aoki, I. (1987). Entropy budgets of deciduous plant leaves and a theorem of oscillating entropy production. *Bull. Math. Biol.* **49**(4), 449–60.

[17] Aono, M. & Kunii, T. L. (1984). Botanical tree image generation. *IEEE Computer Graphics and Applications* **4**(5): 10–34.

[18] Arber, A. (1970). *The Natural Philosophy of Plant Form.* Darien, Conn.: Hafner Pub. (Facsimile of 1950 edition of Cambridge University Press).

[19] Auger, P. (1983). Hierarchically organized populations: Interactions between individual, population and ecosystem levels. *Math. Biosci.* **65**: 269–89.

[20] Auger, P. (1989). *Dynamics and Thermodynamics in Hierarchically Organized Systems.* New York: Pergamon Press.

[21] Auger, P. (1990). Self-organization in hierarchically organized systems. *Syst. Res.* **7**: 221–36.

[22] Bailey, K. D. (1984). Equilibrium, entropy, and homeostasis: A multidisciplinary legacy. *Syst. Res.* **1**(1), 25–44.

[23] Bailey, N. T. J. (1964). *The Elements of Stochastic Processes.* New York: Wiley.

[24] Ball, E. (1944). The effects of synthetic growth substances on the shoot apex of *Tropaeolum majus* L. *Am. J. Bot.* **31**: 316–27.

[25] Ball, W. W. (1967). *Mathematical Recreations and Essays.* London: Macmillan.

[26] Bamford, C. H., Brown, L., Elliott, A., Hanby, W. E. & Trotter, I. F. (1954). Alpha- and beta-forms of poly-*l*-alanine. *Nature* **173**: 27.

[27] Barabé, D. (1991a). Chaos in plant morphology. *Acta Biotheor.* **39**: 157–9.

[28] Barabé, D. (1991b). Analyse de la phyllotaxie du genre *Dipsacus* (Dipsacaceae). *Saussurea* **22**: 95–101.

[29] Barabé, D., Brouillet, L. & Bertrand, C. (1991). Symétrie et phyllotaxie: Le cas des bégonias. *Ann. Sci. Nat. Bot. 13 iéme Sér.* **11**: 33–7.

[30] Barabé, D. & Vieth, J. (1990). La torsion de contrainte et le modéle phyllotaxique de Jean. *Can. J. Bot.* **68**: 677–84.

[31] Bard, J. & Lauder, I. (1974). How well does Turing's theory of morphogenesis work? *J. Theor. Biol.* **45**: 501–31.

[32] Barlow, H. W. B. (1979). Sectorial patterns in leaves on fruit tree shoots produced by radioactive assimilates and solutions. *Ann. Bot.* **43**: 593–602.

[33] Barlow, P. W. (1982). The plant forms cells, not cells the plant: The origin of de Bary's aphorism. *Ann. Bot.* **49**: 269–71.

[34] Barlow, P. W. (1987). The hierarchical organization of plants and the transfer of information during their development. *Postepy Biologii Komorki* **14**: 63–82.

[35] Barlow, P. W. (1989a). Meristems, metamers and modules and the development of shoot and root systems. *Bot. J. Linnean Soc.* **100**: 255–79.

[36] Barlow, P. W, (1989b). From cell to system: Repetitive units of growth in the development of shoots and roots. In *Growth Patterns in Vascular Plants*, ed. M. Iqbal. Portland, Ore.: Dioscorides Press.

[37] Barlow, P. W. & Adam, J. S. (1988). The position and growth of lateral roots on cultured root axes of tomato, *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae). *PI. Syst. Evol.* **158**: 141–54.

[38] Barnsley, M. F. (1988). *Fractals Everywhere.* San Diego: Academic Press.

[39] Batschelet, E. (1974). *Introduction to Mathematics for Life Scientists.* New York: Springer-Verlag.

[40] Battjes, J., Vischer, N. O. B. & Bachmann, K. (1993). Capitulum phyllotaxis and numerical canalization in *Microseris pygmaea. Am. J. Bot.* **80**(4): 419–28.

[41] Beard, B. H. (1981). The sunflower crop. *Sci. Am.* **224**: 150–61.

[42] Beck, C. B., Schmid, R. & Rothwell, G. W. (1982). Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. *Bot. Rev.* **48**: 691–815, 913–31.

[43] Bell, C. J. (1981). The testing and validation of models. In *Mathematics and Plant Physiology,* eds. D. A. Rose & D. A. Charles-Edwards. London: Academic Press, pp. 299–309.

[44] Bellman, R. (1970). *Introduction to Matrix Analysis.* New York: McGraw-Hill.

[45] Benoist, R. (1932). La phyllotaxie de *Phyllactis rigida* Pers. *Bull. Soc. Bot. France* **79**: 490–1.

[46] Benoist, R. (1933). La phyllotaxie chez quelques espéces de caryophyllacées et valerianacées. *Bull. Soc. Bot. France* **80**: 367–71, 563–5.

[47] Berding, C. & Haken, H. (1982). Pattern formation in morphogenesis. *J. Math. Biol.* **14**: 133–51.

[48] Berding, C. Harbich, T. & Haken, H. (1983). A pre-pattern formation mechanism for the spiral type patterns of the sunflower head. *J. Theor. Biol.* **104**: 53–70.

[49] Berdyshev, A. P. (1972). On some mathematical regularities of biological processes. *Zh. Obshch. Biol.* **33**: 631–8.

[50] Berg, A. R. & Cutter, E. G. (1969). Leaf initiation rates and volume growth rates in the shoot apex of *Chrysanthenum. Am. J. Bot.* **56**: 153–9.

[51] Berge, C. (1968), *Principes de Combinatoire.* Paris: Dunod.

[52] Berge, C. (1976). *Graphs and Hypergraphs,* 2nd ed. New York: Elsevier–North Holland.

[53] Bernal, J. D. (1965). Molecular structure, biochemical function and evolution. In *Theoretical and Mathematical Biology,* eds. T. H. Waterman & H. J. Morowitz. Boston: Blaisdel, pp. 96–135.

[54] Berrill, N. J. (1961). *Growth, Development, and Pattern.* San Francisco: W. H. Freeman & Co.

[55] Bertalanffy, L. von (1973). *Théorie Générale des Systèmes*. Paris: Dunod. Translated from *General Systems Theory.* New York: G. Braziller, 1968.

[56] Bertalanffy, L. von (1974). The model of open systems beyond molecular biology. *In Biology, History and Natural Philosophy,* eds. A. D. Breck & W. Yourgrau. New York: Plenum–Rosetta, pp. 17–30.

[57] Beveridge, W. I. B. (1957). *The Art of Scientific Investigation*. New York: Vintage. Bicknell-Johnson, M. (1986). Letter to the editor. *Fib. Q.* **24**(4): 309.

[58] Blanco, M., Lorenzo-Andreu, A. & Blanco, J. L. (1968). Modificaciones filotaxicas en mais: Dispersion, espirodistiquia y decusacion. Modificaciones similares en otras partes de la planta. Germination multiple en mais disticos y decusados. *Port. Acta Biol. Ser. A.* **10**: 289–300.

[59] Bodnar, O. I. (1991). Dynamic symmetry. In *Problems of Mechanics and Mathematics.* Lvov: Academia Nauk USSR, pp. 25–90. (In Russian; English version in preparation.)

[60] Bodnar, O. I. (In press). Phyllotaxis geometry.

[61] Bodnar, O. I. (In press). Golden section in nature and art. *Technitcheskaya Estetika* **1**.

[62] Bohm, D. (1969). Some remarks on the notion of order. In *Towards a Theoretical Biology,* vol. 2, *Sketches*, ed. C. H. Waddington. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 18–60.

[63] Boles, M. & Neuman, R. (1990). *Universal Patterns.* Bradford, Mass.: Pythagorean Press.

[64] Bolle, F. (1939). Theorie der Blattstellung, *Verh. Bot. Prov. Brandenb. (Berlin)* **79**: 152–92.

[65] Bolle, F. (1963). Über Blattstellungsprobleme und Blutendurchwachsung bei der Nelke. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **76**: 211–28.

[66] Bonner, J. T. (ed.) (1982). *Evolution and Development*. Berlin: Springer-Verlag.

[67] Bonnet, C. (1754). *Recherches sur l'Usage des Feuilles dans les Plantes*, Neuchâtel. (2nd edition in 1779.)

[68] Bookstein, F. L. (1978). *The Measurement of Biological Shape and Shape Change.* New York: Springer-Verlag.

[69] Bookstein, F. L. (1982). Foundations of morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 451–70.

[70] Brandmuller, J. (1992). Fivefold symmetry in mathematics, physics, chemistry, biology, and beyond. In *Fivefold Symmetry*, ed. I. Hargittai. Singapore: World Scientific, pp. 11–31.

[71] Braun, A. (1831). Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen als Einleitung zur Untersuchung der Blattstellung uberhaupt. *Nova Acta Ph. Med. Acad. CesarLeop. Carol. Nat. Curiosorum* **15**: 195–402.

[72] Braun, A. (1835). Dr. Carl Schimper's Vortrage über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, nebst Andeutung der hauptsachlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Masse. *Flora* **18**: 145–91.

[73] Braun, A. (1843). Beitrag zur Feststellung naturlicher Gattungen unter den Sileneen. *Flora* **26**: 349–88.

[74] Braun, M. (1978). *Differential Equations and Their Applications*, 2nd ed. *Applied Mathematical Sciences Series* **15**. New York: Springer-Verlag.

[75] Bravais, L. & Bravais, A. (1837). Essai sur la disposition des feuilles curvisériées. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vég*. **7**: 42–110, 193–221, 291–348; **8**: 11–42.

[76] Bravais, L. & Bravais, A. (1839). Essai sur la disposition générale des feuilles rectisériées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* **12**: 5–14, 65–77.

[77] Brillouin, L. (1949). Life, thermodynamics and cybernetics. *Am. Sci*. **37**: 554–68.

[78] Brillouin, L. (1959). *La Science et la Théorie de l'Information*. Paris: Masson.

[79] Brooks, D. R. & Wiley, E. O. (1988). *Evolution as Entropy*, 2nd ed. Chicago University Press.

[80] Brousseau, A. (1968). On the trail of the California pine. *Fib. Q.* **6**(1): 69–76.

[81] Brousseau, A. (1969). Fibonacci statistics in conifers. *Fib. Q.* **7**: 525–32.

[82] Bruter, C. (1974a). Dynamique, stabilité et symétrie. *Rev. Bio.-Math.* **45**: 7–8.

[83] Bruter, C. (1974b). *Topologie et Perception*. Paris: Maloine-Drouin.

[84] Buerger, M. (1978). *Elementary Crystallography*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

[85] Bursill, L. A. (1990). Quasicrystallography on the spiral of Archimedes. *Int. J. Modern Phys. Letters B* **4**: 2197–216.

[86] Bursill, L. A. & JuLin, P. (1985). Penrose tiling observed in a quasi-crystal. *Nature* **316**: 50–1.

[87] Bursill, L. A., JuLin, P. & XuDong, F. (1987). Spiral lattice concepts. *Modern Phys. Letters B*. **1**(5–6): 195–206.

[88] Bursill, L. A., Needham, A. & Rouse, J. L. (1990). Size and shape of seeds in relation to seed packing in sunflower. *J. Theor. Biol.* **147**(3): 303–28.

[89] Bursill, L. A., Rouse, J. L. & Needham, A. (1991). Sunflower quasicrystallography. In *Spiral Symmetry*, eds. I. Hargittai & C. A. Pickover. Singapore: World Scientific, pp. 295–322.

[90] Bursill, L. A., Ryan, G., XuDong, F., Rouse, J. L., JuLin, P. & Perkins, A. (1989). Basis for synthesis of spiral lattice quasicrystals. *Modern Phys. Letters B* **3**(14): 1071–85.

[91] Bursill, L. A. & XuDong, F. (1988). Close-packing of growing discs. *Modern Phys. Letters B* **2**(11–12): 1245–52.

[92] Bursill, L. A. & XuDong, F. (1989). Scaling laws for spiral aggregation of contact discs. *Modern Phys. Letters B* **3**(17): 1293–1306.

[93] Buvat, R. (1955). Le Méristème apical de la tige. *Ann. Biol*. **31**: 595–656.

[94] Cahen, E. (1914). *Théorie des Nombres*, vol. 1. Paris: Hermann.

[95] Camefort, H. (1950). Anomalies foliaires et variations phyllotaxiques chez les plantules de *Cupressus sempervirens. Rev. Gen. Bot*. **57**: 348–72.

[96] Camefort, H. (1956). Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes. *Ann. Sci. Nat. Bot*. **17**: 1–185.

[97] Candolle, A. C. P. de (1881). *Considérations sur l'étude de la phyllotaxie*. Geneva: Georg.

[98] Candolle, A. C. P. de (1895). Nouvelles considérations sur la phyllotaxie. *Arch. Sci. Phys. Nat*. **33**: 121–47.

[99] Cannell, M. G. R. (1978). Components of conifer shoot growth. In *Proc. Fifth North Am. For. Biol. Workshop*, pp. 313–18.

[100] Cannell, M. G. R. & Bowler, K. C. (1978). Phyllotactic arrangements of needles on elgonating conifer shoots: A computer simulation. *Can. J. Forest Res.* **8**: 138–41.

[101] Carr, D. J. (1984). Positional information in the specification of leaf, flower and branch arrangement. In Positional *Controls in Plant Development*, eds. P. W. Barlow & D. J. Carr. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 441–60.

[102] Carton, A. (1948). Études phyllotaxiques sur quelques espèces de *Linum. Rev. Gen. Bot.* **55**: 137–68.

[103] Causton, D. R. (1969). A computer program for fitting the Richards function. *Biometrics* **25**: 401–9.

[104] Causton, D. R. (1977). *A Biologist's Mathematics.* London: Arnold.

[105] Chadefaud, M. (1960). *Traité de Botanique*, vol. 1. Paris: Masson.

[106] Chai, H. (1990). Buckling and post-buckling behavior of elliptical plates. Part II – Results. *J. Appl. Mechanics* **57**: 989–94.

[107] Chapman, J. M. (1988). Leaf patterns in plants: Leaf positioning at the plant shoot apex. *Plants Today* **1**(2): 59–66.

[108] Chapman, J. M. & Perry, R. (1987). A diffusion model of phyllotaxis. *Ann. Bot. (London)* **60**: 377–89.

[109] Charles-Edwards, D. A., Cockshull, K. E., Horridge, J. S. & Thornley, J. H. M. (1979). A model of flowering in *Chrysanthemum. Ann. Bot.* **44**: 557–66.

[110] Charlton, W. A. (1978). Studies in the Alismataceae. VII. Disruption of phyllotactic and organogenetic patterns in pseudostolons of *Echinoderus tenellus* by means of growth active substances. *Can. J. Bot.* **57**: 215–22.

[111] Chauveaud, G. (1921). *La Construction des Plantes Vasculaires Révélée par leur Ontogénie.* Paris: Payot.

[112] Church, A. H. (1901). Note on phyllotaxis. *Ann. Bot.* **15**: 481–90.

[113] Church, A. H. (1904a). The principles of phyllotaxis. *Ann. Bot.* **18**: 227–43.

[114] Church, A. H. (1904b). *On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws.* London: Williams & Norgate.

[115] Church, A. H. (1920a). *The Somatic Organization of the Phaeophyceae.* London: Oxford University Press.

[116] Church, A. H. (1920b). *On the Interpretation of Phenomena of Phyllotaxis.* New York: Hafner Pub. Co. (Reprinted in 1968.)

[117] Clark, L. B. & Hersh, A. H. (1939). A study of relative growth, in *Notonecta undulata. Growth* **3**: 347–72.

[118] Cleyet-Michaud, M. (1982). *Le Nombre d'Or*, 4th ed. Que-Sais-Je? No. 1530. Les Presses Universitaires de France.

[119] Clos, M. D. (1861). Cladodes et axes ailés. *Acad. Sci. Inscript. et Belles-Lettres de Toulouse* **6**: 71–101.

[120] Clowes, F. A. L. (1961). *Apical Meristems.* Oxford: Blackwell.

[121] Codaccionni, M. (1955). Étude phyllotaxique d'un lot de 200 plants d'*Helianthus annuus* L. cultivés en serre. *C. R. Acad. Sci. Paris* **241**: 1159–61.

[122] Coen, E. & Meyerowitz, E. M. (1991). The war of whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**: 31–7.

[123] Cook, T. A. (1974). *The Curves of Life.* New York: Dover. (Reprint of 1914 ed., London: Constable & Co.)

[124] Corner, E. J. H. (1966). *The Natural History of Palms.* Berkeley: University of California Press.

[125] Corner, E. J. H. (1981). *The Life of Plants.* University of Chicago Press.

[126] Cotton, F. A. (1968). *Applications de la Théorie des Groupes a la Chimie.* Paris: Dunod.

[127] Coxeter, H. S. M. (1953). The golden section, phyllotaxis, and Wythoff's game. *Scripta Math.* **19**: 135–43.

[128] Coxeter, H. S. M. (1969). *Introduction to Geometry.* New York: Wiley. (Reprint of 1961 ed.)

[129] Coxeter, H. S. M. (1972). The role of intermediate convergents in Tait's explanation of phyllotaxis. *J. Alj.* **20**: 167–75.

[130] Crafts, A. S. (1943a). Vascular differentiation of the shoot apex of *Sequoia sempervirens. Am. J. Bot.* **30**: 110–21.

[131] Crafts, A. S. (1943b). Vascular differentiation in the shoot apices often coniferous species. *Am. J. Bot.* **30**: 382–93.

[132] Crank, J. (1976). *The Mathematics of Diffusion.* Oxford: Clarendon Press.

[133] Crick, F. H. C. (1953). The packing of α-helices: Simple coiled coils. *Acta Cryst.* **6**: 689–97.

[134] Crick, F. (1970). Diffusion in embryogenesis. *Nature* **225**: 420–2.

[135] Cronquist, A. (1968). *The Evolution and Classification of Flowering Plants.* London & Edinburgh: Nelson.

[136] Cronquist, A. (1981). *An Integrated System of Classification of Flowering Plants.* New York: Columbia University Press.

[137] Crow, W. B. (1928). Symmetry in organisms. *Am. Nat.* **62**: 207–27.

[138] Crowe, D. W. (1990). Mathematics and symmetry, a personal report. *Symmetry: Culture and Science* **1**(2): 139–53.

[139] Cuénod, A. (1951). Du rôle de la feuille dans l'édification de la tige. *Bull. Soc. Nat. Tunisie* **4**: 3–15.

[140] Cuénod, A. (1954). Les vrais spirales "foliaires"génératrices de la souche, de la tige et de la fleur. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **101**: 207–13.

[141] Cull, P. & Vogt, A. (1973). Mathematical analysis of the asymptotic behavior of the Leslie population matrix model. *Bull. Math. Biol.* **35**: 645–61.

[142] Cusset, G. (1982). The conceptual bases of plant morphology. *Acta Biotheor.* **31A**: 8–86.

[143] Cutter, E. G. (1956). Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXXIII. The experimental induction of buds from leaf primordia in *Dryopteris aristata* Druce. *Am. Bot. (N.S.)* **20**: 143–68.

[144] Cutter, E. G. (1959). On a theory of phyllotaxis and histogenesis. *Biol. Rev.* **34**: 243–63.

[145] Cutter, E. G. (1963). Experimental modification of the pattern of organogenesis in *Hydrocharis. Nature* **198**: 504–5.

[146] Cutter, E. G. (1964). Phyllotaxis and apical growth. *New Phytol.* **63**: 39–46.

[147] Cutter, E. G. (1965). Recent experimental studies on the shoot apex and shoot morphogenesis. *Bot. Rev.* **31**: 7–113.

[148] Cutter, E. G. (1966). Patterns of organogenesis in the shoot. In *Trends in Plant Morphogenesis*, ed. E. G. Cutter. London: Longman, pp. 220–34.

[149] Cutter, E. G. (1967). Morphogenesis and developmental potentialities of unequal buds. *Phytomorphology* **17**: 437–45.

[150] Cutter, E. G. (1972a). A morphogeneticists's view of correlative inhibition in the shoot. In *The Dynamics of Meristem Cell Population*, eds. M. W. Miller & C. C. Kuehnert. New York & London: Plenum Press, pp. 51–73.

[151] Cutter, E. G. (1972b). Regulation of branching in decussate species with unequal lateral buds. *Ann. Bot. (London)* **36**: 207–20.

[152] Cutter, E. G. & Voeller, B. R. (1959). Changes in leaf arrangement in individual fern apices. *J. Linn. Bot.* **56**: 225–36.

[153] Darvas, G. & Nagy, D. (1992). Symmetry of patterns and patterns of symmetry. *Symmetry: Culture and Science* **3**(1): 6–8.

[154] Davenport, H. (1952). *The Higher Arithmetic.* London: Hutchinson.

[155] Davies, P. A. (1937). Leaf arrangement in *Ailanthus altissima. Am. J. Bot.* **24**: 401–7.

[156] Davies, P. A. (1939). Leaf position in *Ailanthus altissima* in relation to the Fibonacci series. *Am. J. Bot.* **26**: 67–74.

[157] Davis, E. L. & Steeves, T. A. (1977). Experimental studies on the shoot apex of *Helianthus annuus*: The effect of surgical bisection on quiescent cells in the apex. *Can. J. Bot.* **55**: 606–14.

[158] Davis, T. A. (1963). The dependence of yield on asymmetry in coconut palms. *J. Genetics* **58**: 186–215.

[159] Davis, T. A. (1964). Possible geographical influence on asymmetry in coconut and other plants. Tech. Work. Paper # IX on Coconut, Colombo. *Proc. FAO* **2**: 59–69.

[160] Davis, T. A. (1970). Fibonacci numbers for palm foliar spirals. *Acta. Bot. Need.* **19**: 249–56.

[161] Davis, T. A. (1971). Why Fibonacci sequence for palm leaf spirals? *Fib. Q.* **9**: 237–44.

[162] Davis, T. A. & Bose, T. K. (1971). Fibonacci systems in aroids. *Fib. Q.* **9**: 253–63.

[163] Davis, T. A. & Davis, B. (1987). Association of coconut foliar spirality with latitude. *Mathematical Modelling* **8**: 730–733. (Proc. *1st Int. Symp. on Phyllotaxis, U. of Berkeley*, July 1985; pp. 729–61 of *Proc. 5th Int. Conf. on Math. Modelling in Sci. and Tech.)*

[164] Davis, T. A. & Mark, A. J. (1981). Clockwise and counterclockwise rotatory structures in certain New Zealand and Australian plants. *Proc. Ind. Natl. Sci. Acad.* **B47**: 175–84.

[165] Davis, T. A. & Mathai, A. M. (1973). A mathematical explanation of the emergence of foliar spirals in palms. *Proc. Ind. Natl. Sci. Acad.* **39**: 194–202.

[166] Delattre, P. (1987). Foreword. In *Une Approche Mathématique de la Biologie*, ed. R. V. Jean. Montréal: Gaétan Morin Publisher.

[167] Delpino, F. (1883). *Teoria generale della fillotassi*. Genoa: Alti della R. Universita de Genova.

[168] Demetrius, L. (1981). The Malthusian parameter and the effective rate of increase. *J. Theor. Biol.* **92**: 141–61.

[169] Denffer, D. von, Schumacher, W., Magdefrau, K. & Ehrendorfer, F. (1971). *Strasburger's Textbook of Botany.* London & New York: Longman.

[170] Depew, D. & Weber, B. (eds.) (1986). *Evolution at a Crossroads.* Boston: MIT Press.

[171] Derome, J. R. (1977). Biological similarity and group theory. *J. Theor. Biol.* **65**: 369–78.

[172] DeRosier, D. J. & Klug, A. (1972). Structure of the tubular variants of the head of bacteriophage T4 (polyheads). I. Arrangement of subunits in some classes of polyheads. *J. Mol. Biol.* **65**: 469–88.

[173] Deschartres, R. (1948). Notes sur les hélices foliaires. *Rev. Scient. Bourbonnais Centr. France* **1948**: 14–34.

[174] Deschartres, R. (1954). Recherches sur la phyllotaxie du genre *Sedum. Rev. Gen. Bot.* **61**: 501–70.

[175] Deschartres, R., Bugnon, F. & Loiseau, J. E. (1955). Dissociation fonctionnelle entre centres générateurs foliaires. *Bull. Soc. Bot. France* **102**: 481–7.

[176] DeVries, H. (1899). On biastrepsis in its relation to cultivation. *Ann. Bot.* **13**: 395–420.

[177] DeVries, H. (1920). Monographie der Zwangsdrehungen. In *Hugo de Vries Opera E Periodicis Collate.* Utrecht: V. A. Oosthoek, pp. 232–406. (Originally published in *Pringsheim's Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik* **23**: 13, 1892.)

[178] Deysson, G. (1967). *Organisation et classification des plantes vasculaires*, vol. 2. Paris: Sedes.

[179] Dickson, L. E. (1952). *History of the Theory of Numbers*, vol. 1. New York: Chelsea.

[180] Dixon, R. (1981). The mathematical daisy. *New Scientist* **92**: 792–5.

[181] Dixon, R. (1983). The mathematics and computer graphics of spirals in plants. *Leonardo* **16**(2): 86–90.

[182] Dixon, R. (1989). Spiral phyllotaxis. *Computers Math. Applic.* **17**(4–6): 535–8. Also in *Symmetry 2: Unifying Human Understanding*, ed. I. Hargittai. Oxford: Pergamon Press.

[183] Dixon, R. (1992). Green spirals. In *Spiral Symmetry*, eds. I. Hargittai & C. A. Pickover. Singapore: World Scientific, pp. 353–68.

[184] Donald, C.M. (1968). The design of wheat ideotype. In *Proc. 3rd Int. Wheat Genetics Symp.*, eds. K. W. Finlay & K. W. Shepherd. Canberra: Butterworths, pp. 377–87.

[185] Dormer, K. J. (1955). Mathematical aspects of plant development. *Discovery* **16**: 59–64.

[186] Dormer, K. J. (1965a). Correlations in plant development: General and basic aspects. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, ed. W. Ruhland. New York: Springer, pp. 452–91.

[187] Dormer, K. J. (1965b). Self-regulatory phenomena in plant development, vol. 15(1). In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, ed. W. Ruhland. New York: Springer, pp. 479–91.

[188] Dormer, K. J. (1972). *Shoot Organization in Vascular Plants*. Syracuse University Press.

[189] Dormer, K. J. (1980). *Fundamental Tissue Geometry for Biologists*. Cambridge: Cambridge University Press.

[190] Douady, S. & Couder, Y. (1992). Phyllotaxis as a physical self-organized process. In *Growth Patterns in Physical Sciences and Biology*, Proc. NATO ARW, Granada, Spain (7–11 Oct. 1991); *Phys. Rev. Letters* **68**(13): 2098–101.

[191] Dutrochet, R. J. H. (1834). Observations sur les variations accidentelles du mode, suivant lequel les feuilles sont distribuées sur les tiges des végétaux. *Nouv. Ann. Mus. Hist. Nat.* **3**: 161–200.

[192] Edwards, L. (1982). *The Field of Form*. Edinburgh: Floris Books.

[193] Ehleringer, J. & Werk, K. S. (1986). Modification of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In *On the Economy of Plant Form and Function*, ed. T. J. Givnish. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 57–82.

[194] Ellenberger, F. (1991). *Recherches d'Amateur sur la Phyllotaxie: La Mathématique Végétale*. Orsay, France: Centre Interdisciplinaire d'Etude de l'Evolution des Idées, des Sciences et des Techniques.

[195] Endress, P. K. (1987). Floral phyllotaxis and floral evolution. *Botanische Jahrbücher für Systematik* **108**: 417–38.

[196] Endress, P. K. (1989). Chaotic floral phyllotaxis and reduced perianth in *Achlys* (Berberidaceae). *Botanica Acta* **102**: 159–63.

[197] Erickson, R. O. (1959). Patterns of cell growth and differentiation in plants. In *The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology*, vol. 1, eds. J. Brachet & A. E. Mirsky. New York: Academic Press, pp. 497–535.

[198] Erickson, R. O. (1973a). Tubular packing of spheres in biological fine structures. *Science* **181**: 705–16.

[199] Erickson, R. O. (1973b). Geometry of tubular ultrastructures. In *Basic Mechanisms in Plant Morphogenesis. Brookhaven Symp. Biol*. **25**: 111–28.

[200] Erickson, R. O. (1976). Modeling of plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol*. **27**: 407–34.

[201] Erickson, R. O. (1983). The geometry of phyllotaxis. *In The Growth and Functioning of Leaves*, ed. J. E. Dale & F. L. Milthorpe. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 53–88.

[202] Erickson, R. O. & Kuhn Silk, W. (1980). The kinematics of plant growth. *Sci. Am*. **242**: 102–13.

[203] Erickson, R. O. & Meicenheimer, D. R. (1977). Photoperiod induced change in phyllotaxis in *Xanthium*. *Am. J. Bot*. **64**: 981–8.

[204] Erickson, R. O. & Michelini, F. J. (1957). The plastochron index. *Am. J. Bot*. **44**: 297–305.

[205] Esau, K. (1943), Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. II. The first phloem and xylem. *Am. J. Bot*. **30**: 248–55.

[206] Esau, K. (1954). Primary vascular differentiation in plants. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc*. **29**: 46–86.

[207] Esau, K. (1965a). *Plant Anatomy*, 2nd ed. New York: Wiley.

[208] Esau, K. (1965b). *Vascular Differentiation in Plants*. New York: Holt-Rinehart-Winston.

[209] Esau, K. (1977). *Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed. New York: Wiley.

[210] Esau, K. & Kosakai, I. H. (1975). Leaf arrangement in *Nelumbo nucifera*: A re-examination of a unique phyllotaxy. *Phytomorphology* **25**: 100–13.

[211] Evans, G. C. (1972). *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Oxford: Blackwell.

[212] Fan, G. Y. & Cowley, J. M. (1985). Auto-correlation analysis of high resolution electron micrographs of near-amorphous thin films. *Ultramicroscopy* **17**: 345–56.

[213] Ferré, J. B. & LeGuyader, H. (1984). The geometry of leaf morphogenesis: A theoretical proposition. *Acta Biotheor*. **33**: 85–132.

[214] Fisher, J. B. (1986). Branching patterns and angles in trees. In *On the Economy of Plant Form and Function*, ed. T. J. Givnish. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 493–524.

[215] Florin, R. (1951). Evolution in cordaites and conifers. *Acta Hort. Berg*. **15**: 285–388.

[216] Fomin, S. V. & Berkinblitt, M. B. (1975). *Problèmes Mathématiques en Biologie*. Moscow: Mir.

[217] Fosket, E. B. (1968). The relation of age and bud break to the determination of phyllotaxis in *Catalpa speciosa*. *Am. J. Bot*. **55**: 894–9.

[218] Foster, A. S. (1939). Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. *Bot. Rev*. **5**: 454–70.

[219] Fowler, D., Hanan, J. & Prusinkiewicz, P. (1989). Modelling spiral phyllotaxis. *Computers and Graphics* **13**: 291–6.

[220] Fowler, D. R., Prusinkiewicz, P. & Battjes, J. (1992). A collision based model of spiral phyllotaxis. *Computers and Graphics* **26**: 361–8.

[221] Fox, M. A. (1973). Some thoughts on the requirements for a theory of biology. *Bull. Math. Biol*. **35**: 11–19.

[222] Frank, F. C. (1951). Crystal dislocations — elementary concepts and definitions. *Phil. Mag*. **42**: 809–19.

[223] Franke, W. H. (1967). Das Ordungsprinzip der Beruhrungszeilen. *Kakteen und andere Sukkulenten* **18**: 207–9.

[224] Franquin, P. (1974). Un modèle thé orique du développement de la structure de la plante. *Physiol. Veg*. **12**: 459–65.

[225] Frey-Wyssling, A. (1954). Divergence in helical polypeptide chains and in phyllotaxis. *Nature* **173**: 596.

[226] Frey-Wyssling, A. (1975). «Rechts» und «Links» im Pflanzenreich. *Biol. Unserer Zeit* **5**: 147–54.

[227] Friedman, D. (1992). Determination of spiral symmetry in plants and polymers. *In Spiral Symmetry*, eds. I. Hargittai & C. A. Pickover. Singapore: World Scientific, pp. 251–79.

[228] Frijters, D. (1978a). Principles of simulation of inflorescence development. *Ann. Bot*. **42**: 549–60.

[229] Frijters, D. (1978b). Mechanisms of developmental integration for *Aster novae-angliae* L. and *Hieracium murorum* I. *Ann. Bot*. **42**: 561–75.

[230] Frijters, D. & Lindenmayer, A. (1976). Developmental descriptions of branching patterns with paracladial relationships. In *Automata, Languages, Development*, eds. A. Lindenmayer & G. Rozenberg. Amsterdam: North Holland, pp. 57–73.

[231] Fritsch, F. E. (1961). *The Structure and Reproduction of the Algae*, vol. II. Cambridge: Cambridge University Press.

[232] Fritz, S. (1991). The mathematical gardener. *OMNI* **Fev.**: 65–71.

[233] Fujita, T. (1937). Ueber die Reihe 2, 5, 7, 12, . . . in der schraubigen Blattstellung und die mathematische Betrachtung verschiedener Zahlenreihensysteme. *Bot. Mag. Tokyo* **51**: 480–9.

[234] Fujita, T. (1938). Statistische Untersuchung über die Zahl konjugierten Parastichen bei den schraubigen Organstellungen. *Bot. Mag. Tokyo* **52**: 425– 33.

[235] Fujita, T. (1939). Statistische Untersuchungen über den Divergenzwinkel bei den schraubigen Organstellungen. *Bot. Mag. Tokyo* **53**: 194–9.

[236] Fujita, T. (1942). Zurkenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich. *Jap. J. Bot*. **12**: 1–55.

[237] Fujita, T. (1964). Phyllotaxis of *Cuscuta. Bot. Mag. Tokyo* **77**: 73–6.

[238] Gantmacher, F. R. (1959). *Theory of Matrices, 1 & 2*. New York: Chelsea.

[239] Gardner, M. (1961). *The 2nd Scientific American Book of Mathematical Puzzles and Diversions*. New York: Simon and Schuster.

[240] Gardner, M. (1982). *The Ambidextrous Universe*, 2nd ed. New York: Pelican.

[241] Gauquelin, M. (1973). *Rythmes Biologiques, Rythmes Cosmiques*. Verviens: Marabout Universite.

[242] Gierer, A. (1981). Generation of biological patterns and form: Some physical, mathematical, and logical aspects. *Prog. Biophys. Molec. Biol*. **37**: 1–47.

[243] Gierer, A. & Meinhardt, H. (1972). A theory of biological pattern formation. *Kybernetik* **12**: 30–9.

[244] Gierer, A. & Meinhardt, H. (1974). Biological pattern formation involving lateral inhibition. In *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, vol. 7. Providence, R.I.: American Mathematical Society, pp. 163–84.

[245] Gifford, E. M. & Corson, C. E. (1971). The shoot apex in seed plants. *Bot. Rev. (Lancaster)* **37**: 143–229.

[246] Gifford, E. M. & Tepper, H. B. (1962). Ontogenetic and histochemical changes in the vegetative shoot tip of *Chenopodium album. Am. J. Bot*. **49**: 902–11.

[247] Girolami, G. (1953). Relation between phyllotaxis and primary vascular organisation in *Linum. Am. J. Bot*. **48**: 618–25.

[248] Givnish, T. J. (1984). Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*, eds. E. Medina, H. A. Mooney & C. Vasquez-Yanez. The Hague: Dr. Junk, pp. 51–84.

[249] Gladyshev, G. P. (1988). *Thermodynamics and Macrokinetics*. Moscow: Academy of Sciences. (In Russian.)

[250] Glansdorff, P. & Prigogine, I. (1971). *Structure, Stabilité et Fluctuation*. Paris: Masson.

[251] Goebel, K. (1969). *Organography of Plants*. New York: Hafner. (Facsimile of 1900 edition.)

[252] Goel, N. S. & Thompson, R. L. (1986). Organization of biological systems; some principles and models. *Int. Rev. Cytol*. **103**: 1–88.

[253] Goethe, J. W. von (1790). *Die Metamorphose der Pflanzen*. Leipzig.

[254] Goldberg, S. (1961). *Introduction to Difference Equations with Illustrative Examples from Economics, Psychology and Sociology*. New York: Wiley.

[255] Gomez-Campo, C. (1970). The direction of the phyllotactic helix in axillary shoots of six plant species. *Bot. Gaz*. **131**: 110–15.

[256] Gomez-Campo. C. (1974). Phyllotactic patterns in *Bryophyllum tubiflorum, Harv. Bot. Gaz*. **135**: 49–58.

[257] Goodal, C. R. (1985). Statistical and data digitization techniques applied to an analysis of leaf initiation in plants. In *Computer Sciences and Statistics, Proc. 16th Symp. on the Interface*, ed. L. Billard. New York: Elsevier.

[258] Goodal, C. R. (1991). Eigenshape analysis of a cut-grow mapping for triangles and its application to phyllotaxis in plants. *SIAM J. Appl. Math*. **51**: 775–98.

[259] Goodwin, B. C. & Brière, C. (1987). The concept of the morphogenetic field in plants. In *Le Développement des Végétaux, Aspects Theoriques et Synthétiques*, ed. H. LeGuyader. Paris: Masson et Cie, pp. 329–37.

[260] Goodwin, B. C, Holder, N. & Wylie, C. C. (eds.) (1983). *Development and Evolution*. New York: Cambridge University Press.

[261] Goodwin, B. C. & Saunders, P. T. (eds.) (1989). *Theoretical Biology: Epigenetic and Evolutionary Order from Complex Systems*. Edinburgh: Edinburgh University Press.

[262] Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev*. **41**: 587–640.

[263] Green, P. B. (1980). Organogenesis – a biophysical view. *Annual Rev. Plant Physiol*. **31**: 51–82.

[264] Green, P. B. (1985). Surface of the shoot apex: A reinforcement-field theory for phyllotaxis. In *The Cell Surface in Plant Growth and Development*, eds. K. Roberts, A. W. B. Johnston, C. W. Lloyd, P. Shaw & Woolhouse. Cambridge: Company of Biologists. *J. Cell Sci. (Suppl.)* **2**: 181–201.

[265] Green, P. B. (1986). Plasticity in shoot development: A biophysical view. In *Plasticity in Plants. Symp. 40, Soc. Exp. Biol*., eds. D. H. Jennings & A. J. Trewavas. Cambridge, U.K., pp. 211–32.

[266] Green, P. B. (1987). Inheritance of pattern: Analysis from phenotype to gene. *Am. Zool*. **27**: 657–73.

[267] Green, P. B. (1989). Shoot morphogenesis, vegetative through floral, from a biophysical perspective. In *Plant Reproduction: from Floral Induction to Pollination*, eds. E. Lord & G. Bernier. *Am. Soc. of Plant Physiologists, Symp. Series* **1**: 58–75.

[268] Green, P. B. (1991). Morphogenesis. In *Plant Physiology. A Treatise*, vol. 10, eds. F. C. Stewart & R. G. Bidwell. New York: Academic Press, pp. 1–64.

[269] Green, P. B. (1992). Pattern formation in shoots: A likely role for minimal energy configurations of the tunica. *Int. J. Plant Sci*. **153**(3): S59–75.

[270] Green, P. B. (Unpublished). Phyllotaxis and flower formation – analysis as generative resonance in two dimensions.

[271] Green, P. B. (Unpublished). Biomathématique de la géométrie de la tige. Paper presented at *54th ACFAS Congress, Montréal*, 1986.

[272] Green, P. B. & Baxter, D. R. (1987). Phyllotactic patterns: Characterization by geometrical activity at the formative region. *J. Theor. Biol*. **128**: 387–95.

[273] Gregory, F. G. (1968). Forms in plants. In *Aspects of Forms*, ed. L. L. Whyte. New York: American Elsevier Pub., pp. 57–76.

[274] Gregory, R. A. & Romberger, J. A. (1972). The shoot apical ontogeny of the *Picea abies* seedling. I. Anatomy, apical dome diameter, and plastochron duration. II. Growth rates. *Am J. Bot*. **59**: 587–97, 598–606.

[275] Greyson, R. I. & Walden, D. B. (1972). The ABPHYL syndrome in *Zea Mays*. I. Arrangement, number and size of leaves. *Am. J. Bot*. **59**: 466–72.

[276] Greyson, R. I., Walden, D. B., Hume, J. A. & Erickson, R. O. (1978). The ABPHYL syndrome in *Zea Mays*. II. Patterns of leaf initiation and the shape of the shoot meristem. *Can. J. Bot*. **56**: 1545–50.

[277] Grobstein, C. (1962). Levels and ontogeny, *Am. Sci*. **50**: 46–58.

[278] Gu, Lianhong. (Unpublished). Unveiling phyllotaxis by computer simulation.

[279] Gu, Lianhong. (Unpublished). A study on relationship between divergence angles and spatial distribution of primordia with computer. (In Chinese, with English summary.)

[280] Guédès, M. (1979). *Morphology of Seed-Plants*. Vaduz: Cramer.

[281] Guédès, M. & Dupuy, P. (1983). From decussation to distichy, with some comments on current theories of phyllotaxy. *Bot. J. Linn. Soc*. **87**: 1–12.

[282] Guiasu, S. (1977). *Information Theory with Applications*. New York: McGraw-Hill.

[283] Guinochet, M. (1965). *Notions Fondamentales de Botanique Générale*. Paris: Masson.

[284] Gunckel, J. E. (1965). Modifications of plant growth and development induced by ionizing radiations. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 2, ed. W. Ruhland. New York: Springer-Verlag, pp. 365–87.

[285] Gunckel, J. E. & Wetmore, R. H. (1946). Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. II. Phyllotaxis and the organization of the primary vascular system; primary phloem and primary xylem. *Am. J. Bot*. **33**: 532–43.

[286] Gunther, B. (1975). Dimensional analysis and theory of biological similarity. *Physiol. Rev*. **55**: 659–99.

[287] Gunther, B. & Guerra, E. (1955). Biological similarities. *Acta Physiol. Latine Am*. **5**: 169–86.

[288] Haccius, B. (1939). Untersuchungen über die Bedeutung der Distichie für das Verstandnis der zerstreuten Blattstellung bei den Dikotylen. *Bot. Archiv*. **40**: 58–150.

[289] Haccius, B. (1942). Untersuchungen über die Blattstellung der Gattung Clematis. *Bot. Archiv*. **43**: 469–86.

[290] Haccius, B. (1950). Weitere Untersuchungen zum Verstandnis der zerstreuten Blattstellung bei den Dikotylen. *Math. Naturwiss*. k1, **6**: 289–337.

[291] Hackett, W. P. (1985). Juvenility, maturation, and rejuvenation in woody plants. *Hort. Rev*. **7**: 109–55.

[292] Hackett, W. P., Cordero, R. E. & Srinivasan, C. (1987). Apical meristem characteristics and activity in relation to juvenility in *Hedera*. In *Manipulation of Flowering*, ed. J. G. Atherton. London: Butterworths, pp. 93–9.

[293] Hagemann, W. (1984). Morphological aspects of leaf development in ferns and angiosperms. In *Contemporary Problems in Plant Anatomy*, eds. R. A. White & Dickison. New York: Academic Press, pp. 301–49.

[294] Halberg, C. J. A. (1955). Spectral theory of linked operators in the l^p spaces. Doctoral Dissertation, UCLA.

[295] Hallé, F., Oldeman, R. A. A. & Tomlinson, P. B. (1978). *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis*. Berlin: Springer-Verlag.

[296] Hallé, N. (1979a). Analyse du réseau phyllotaxique des ecussons du cône chez *Pinus. Adansonia, Ser. 2* **18**(4): 393–408.

[297] Hallé, N. (1979b). Essai de phyllotaxie dynamique interprétée comme primitive. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris, 4e Ser*., **1**, Section B, No. 2: 71–95.

[298] Hallé, N. (1979c). Sur une nouvelle méthode descriptive du réseau phyllotaxique des ecussons du cône chez *Pinus* L. et son intérêt taxonomique. *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* **288**: 59–62.

[299] Halperin, W. (1978). Organogenesis at the shoot apex. *Ann. Rev. Plant Physiol*. **29**: 239–62.

[300] Hamermesh, M. (1962). *Group Theory and its Application to Physical Problems*. London: Addison-Wesley.

[301] Hancock, H. (1964). *Development of the Minkowski Geometry of Numbers*. New York: Dover.

[302] Harary, F. (1955). The number of linear, directed, rooted and connected graphs. *Trans. Am. Math. Soc*. **78**: 445–63.

[303] Harary, F. (1960). Unsolved problems in the enumeration of graphs. *Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci*. **5**: 63–95.

[304] Hardwick, R. C. (1984). Sink development, phyllotaxy, and dry matter distribution in a large inflorescence. *Plant Growth Regulators* **2**: 393–405.

[305] Hardwick, R. C. (1986). Construction kits for modular plants. *New Scientist* **10**: 39–42.

[306] Hardy, G. H. & Wright, E. M. (1945). *An Introduction to the Theory of Numbers*, 2nd ed. London: Oxford University Press.

[307] Hargittai, I., & Hargittai, M. (1987). *Symmetry through the Eyes of a Chemist*. New York: VCH Pub.

[308] Hargittai, I. & Pickover, C. A. (eds.). (1992). *Spiral Symmetry*. Singapore: World Scientific.

[309] Harris, T. E. (1963). *The Theory of Branching Processes*. Berlin: Springer-Verlag.

[310] Harris, W. F. (1977). Disclinations. *Sci. Am*. **237**: 130–45.

[311] Harris, W. F. & Erickson, R. O. (1980). Tubular arrays of spheres: Geometry, continuous and discontinuous contraction and the role of moving dislocations. *J. Theor. Biol*. **83**: 215–46.

[312] Harris, W. F. & Scriven, L. E. (1970). Cylindrical crystals contractile mechanisms of bacteriophage and the possible role of dislocation in contraction. *J. Theor. Biol*. **27**(2): 233–57.

[313] Harris, W. F. & Scriven, L. E. (1971). Moving dislocations in cylindrical crystals cause waves bending. *J. Mechanochem. Cell Motility* **1**(1): 33–40.

[314] Harrison, L. G. (1987). What is the status of diffusion-reaction theory thirty-four years after Turing? *J. Theor. Biol*. **125**: 369–84.

[315] Harrison, L. G. (1992). *Kinetic Theory of Living Pattern*. Cambridge: Cambridge University Press.

[316] Hawking, S. W. (1988). *A Brief History of Time. From the Big Bang to Black Holes*. New York & London: Bantam Books.

[317] Haynes, K. E., Phillips, F. Y. & Mohrfald, J. W. (1980). The entropies: Some roots of ambiguity. *Socio-Econ. Plan. Sci*. **14**: 137–45.

[318] Heimans, J. (1978). Problems of phyllotaxis. *Proc. Kon. Nedel. Akad. Wet*. **81C**: 91–8.

[319] Hejnowicz, Z. (1973). *Anatomia Rozwojowa*. Warsaw: Drzew, Panstwowe, Wydawn-Naukowe.

[320] Hejnowicz, Z. & Nabielski, J. (1979). Modelling of growth in the shoot apical dome. *Ada Soc. Bot. Poloniae* **48**: 423–41.

[321] Hellendoorn, P. H. & Lindenmayer, A. (1974). Phyllotaxis in *Bryophyllum tubiflorum*: Morphogenetic studies and computer simulations. *Acta Bot. Neerl*. **23**: 473–92.

[322] Heller, R. (1978). *Abrégé de Physiologie Végétale*. Paris: Masson.

[323] Herman, G. T., Lindenmayer, A. & Rozenberg, G. (1975). Description of developmental languages using recurrence systems. *Math. Syst. Theory* **8**: 316–41.

[324] Herman, G. T. & Rozenberg, G. (1975). *Developmental System and Languages*. New York: American Elsevier.

[325] Herman, G. T. & Vitanyi, P. M. B. (1976). Growth functions associated with biological development. *Am. Math. Mon*. **83**: 1–16.

[326] Hermant, A. (1946). Structures et formes naturelles, géométrie et architecture des plantes. *Techniques et Architecture* **VI**: 9–10.

[327] Hermant, A. (1947). Croissance et topologie, architecture de plantes. *Techniques et Architecture* **VII**: 421–31.

[328] Hernandez, L. F. (1988). Organ morphogenesis and phyllotaxis in the capitulum of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Ph.D. Dissertation, University of New South Wales, Australia.

[329] Hernandez, L. F. & Palmer, J. H. (1988a). Regeneration of the sunflower capitulum after cylindrical wounding of the receptacle. *Am. J. Bot*. **75**: 1253–61.

[330] Hernandez, L. F. & Palmer, J. H. (1988b). A computer program to create the Fibonacci florets patterns of the sunflower head. *Proc. 12th Int. Sunflower Conf. 2, NoviSad, Yugoslavia*, pp. 150–5.

[331] Hersh, A. H. (1941). Allometric growth: The ontogenetic and phylogenic significance of differential rates of growth. *Growth* (suppl.)**5**: 113–45.

[332] Hersh, A. H. & Anderson, B. G. (1941). Differential growth and morphological pattern in *Daphnia. Growth* **5**: 359–64.

[333] Herz-Fischler, R. (1987). *A Mathematical History of Division in Extreme and Mean Ratio*. Waterloo, Canada: Wilfrid Laurier University Press.

[334] Heyde, C. C. (1980). On a probabilistic analogue of the Fibonacci sequence. *J. Appl. Prob*. **17**: 1079–82.

[335] Heyde, C. C. (1981). On Fibonacci (or lagged Bienaymé-Galton-Watson) branching processes. *J. Appl. Prob*. **18**: 583–91.

[336] Hieser, C. B. (1976). *The Sunflower*. Norman: University of Oklahoma Press.

[337] Hilbert, D. & Cohn-Vossen, S. (1952). *Geometry and the Imagination*. New York: Chelsea Pub.

[338] Hirmer, M. (1922). *Zür Lösung der Problems der Blattstellungen*. Jena: Fisher.

[339] Ho, I. C. & Peel, A. J. (1969). Transport of 14C-labelled assimilates and 32P-labelled phosphate in *Salix viminalis* in relation to phyllotaxis and leaf age. *Ann. Bot*. **33**: 743–51.

[340] Ho, M. W. (1989). A structuralism of process: Towards a post-Darwinian rational morphology. In *Dynamic Structures in Biology*, eds. B. C. Goodwin, A. Sibatani & G. Webster. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 31–48.

[341] Ho, M. W. & Fox, S. W. (eds.) (1988). *Evolutionary Processes and Metaphors*. New York: John Wiley and Sons.

[342] Hofmeister, W. (1868). Allgemeine Morphologie des Gewachse. In *Handbuch der Physiologischen Botanik*, vol. 1. Leipzig: Engelmann, pp. 405–664.

[343] Holland, J. M. (1972). *Studies in Structure*. New York: Macmillan.

[344] Horridge, J. S. & Cockshull, K. E. (1979). Chrysanthemum shoot apex in relation to inflorescence initiation and development. *Ann. Bot*. **44**: 547–56.

[345] Hunt, R. (1981). The fitted curve in plant growth studies. In *Mathematics and Plant Physiology*, eds. D. A. Rose & D. A. Charles-Edwards. London: Academic Press, pp. 283–98.

[346] Huntley, H. E. (1970). *The Divine Proportion. A Study in Mathematical Beauty*. New York: Dover.

[347] Hutchinson, J. E. (1981). Fractals and self-similarity. *Indiana Univ. J. Math*. **30**: 713–47.

[348] Huxley, J. S. (1932). *Problems of Relative Growth*. London: Methuen. (Reprinted in 1972, New York: Dover.)

[349] Huxley, J. S., Needham, J. & Lerner, I. M. (1941). Terminology of relative growth rates. *Nature* **148**: 225.

[350] Huyghes, R. (1971). *Formes et Forces (de l'Atome à Rembrandt)*. Paris: Flammarion.

[351] Illert, C. (1983). The mathematics of gnomonic seashells. *Math. Biosci*. **63**: 21–56.

[352] Imai, Y. (1927). The right- and left-handedness of phyllotaxis. *Bot. Mag. Tokyo* **41**: 592–6.

[353] Isenberg, C. (1978). *The Science of Soap Films and Soap Bubbles*. Clevedon: Tieto Ltd.

[354] Ishida, Y. & Iyama, S. (1976). Observation of wedge disclinations and their behavior in a bubble raft crystal. *Acta Metal*. **24**: 417–23.

[355] Iterson, G., van (1907). *Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen, nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen*. Jena: Gustav-Fischer-Verlag.

[356] Iterson, G., van (1960). New studies on phyllotaxis. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet*. **63C**: 137–50.

[357] Jean, R. V. (1976a). Growth matrices in phyllotaxis. *Math. Biosci*. **32**: 65–76.

[358] Jean, R. V. (1978a) La G-entropie en phyllotaxie. *Rev. Bio-Math*. **55**: 111–30

[359] Jean, R. V. (1978a). Growth and entropy: Phylogenism in phyllotaxis. *J. Theor. Biol*. **71**: 639–60.

[360] Jean, R. V. (1978b). *Phytomathématique*. Québec: Les Presses de l'Université du Québec.

[361] Jean, R. V. (1979a). Developmental algorithms in phyllotaxis and their implications: A contribution to the field of growth functions of L-systems by an application of Perron–Frobenius spectral theory. *J. Theor. Biol*. **76**: 1–30.

[362] Jean, R. V. (1979b). A rigorous treatment of Richards' mathematical theory of phyllotaxis. *Math. Biosci*. **44**: 221–40.

[363] Jean, R. V. (1979c). Some consequences of the hierarchical approach to phyllotaxis. *J. Theor. Biol*. **81**: 309–26.

[364] Jean, R. V. (1979d). A mathematical structure for a theory of growth. *Math. Reports Acad. Sci. Can*. **1**(5): 237–40.

[365] Jean, R. V. (1980a). La notion systémique de contenu d'information structurelle et ses dérivés. *Rev. Bio-Math*. **70**: 5–25.

[366] Jean, R. V. (1980b). A systemic model of growth on botanometry. *J. Theor. Biol*. **87**: 569–84.

[367] Jean, R. V. (1980c). Contribution à la théorie des fonctions de croissance des L-systémes et à la biométrie végétale. *C. R. Acad. Sci. Paris (Sect. Anal. Math.)* **290A**: 949–52.

[368] Jean, R. V. (1981a). The use of continued fractions in botany. *UMAP Module #571*, and in *UMAP Tools for Teaching 1985*, COMAP Inc., Arlington, Mass., 1986, pp. 91–120.

[369] Jean, R. V. (1981b). An L-system approach to nonnegative matrices for the spectral analysis of discrete growth functions of populations. *Math. Biosci*. **55**: 155–68.

[370] Jean, R. V. (1981c). A new approach to a problem of plant growth. In *Applied Systems and Cybernetics*, ed. G. E. Lasker. New York: Pergamon Press, pp. 1906–10.

[371] Jean, R. V. (1981d). La modélisation en phyllotaxie, l'approche fonctionnelle. *Proc. First Int. Conf. Appl. Modelling and Simul*., pp. 194–5.

[372] Jean, R. V. (1982). The hierarchical control of phyllotaxis. *Ann. Bot. (London)* **49**: 747–60.

[373] Jean, R. V. (1983a). Allometric relations in plant growth. *J. Math. Biol*. **18**: 189–200.

[374] Jean, R. V. (1983b). Mathematical modeling in phyllotaxis: The state of the art. *Math. Biosci*. **64**: 1–27.

[375] Jean, R. V. (1983c). Croissance Végétale et Morphogénèse. Paris: Masson et Cie; Montréal: Les Presses de l'Université du Québec.

[376] Jean, R. V. (1983d). A fundamental problem in plant morphogenesis, from the standpoint of differential growth. In *Mathematical Modelling in Science and Technology*, eds. X. J. R. Avula, R. E. Kalman, A. I. Liapis & E. Y. Rodin. New York: Pergamon Press, pp. 774–7.

[377] Jean, R. V. (1983e). Le phénomène de la phyllotaxie des plantes. *Ann. Sci. Nat. Bot*. **13**: 5, 45–6.

[378] Jean, R. V. (1984a). *Mathematical Approach to Pattern and Form in Plant Growth*. New York: Wiley-Interscience. (Published in Chinese by Chinese Acad. Periodicals Pub. House, Beijing, 1990.)

[379] Jean, R. V. (1984b). The Fibonacci sequence. *UMAP Journal* **5**(1): 23–47.

[380] Jean, R. V. (1984c). Differential growth, Huxley's allometric formula, and sigmoid growth. *UMAP Module #635,* and in *UMAP Tools for Teaching 1983*, COMAP Inc., Arlington, Mass., 1985, pp. 415–46.

[381] Jean, R. V. (1985a). A geometric representation of α-polypeptide chains revisited. *J. Theor. Biol*. **112**: 819–25.

[382] Jean, R. V. (1985b). Modèles descriptifs et explicatifs des patterns observés chez les plantes. In *Quelques Recherches en Biomathématiques*, ed. R. V. Jean. Montréal: Cahier de l'ACFAS #26, pp. 35–44.

[383] Jean, R. V. (1986a). A basic theorem on and a fundamental approach to pattern formation on plants. *Math. Biosci*. **79**: 127–54.

[384] Jean, R. V. (1986b). An interpretation of Fujita's frequency diagrams in phyllotaxis. *Bull. Math. Biol*. **48**(1): 77–86.

[385] Jean, R. V. (1986c). Predictions confronted with observations in phyllotaxis. *J. Infer. Deduct. Biol*. **1**(3): 1–19.

[386] Jean, R. V. (1986d). Théorème central et développement récents dans l'étude des patterns observés chez les plantes. In *Biomathématiques*. Montréal: Cahier de l'ACFAS #45, pp. 79–88.

[387] Jean, R. V. (1986e). A methodological paradigm in plant biology. *Math. Modelling* **7**: 49–60.

[388] Jean, R. V. (1987a). A mathematical model and a method for the practical assessment of the phyllotactic patterns. *J. Theor. Biol*. **129**: 69–90.

[389] Jean, R. V. (1987b). Towards a more universal model of phyllotaxis. *Math. Modelling* **8**: 734–9.

[390] Jean, R. V. (1987c). About new developments in the systemic approach to pattern generation on plants. In *Cybernetics and Systems: The Way Ahead*, ed. J. Rose. Lanes.: Thales Pub., pp. 372–5.

[391] Jean, R. V. (1987d). Modèles récents pour la phyllotaxie. In *Le Développement des Végétaux, Aspects Théoriques et Synthétiques*, ed. H. LeGuyader. Paris: Masson et Cie, pp. 359–74.

[392] Jean, R. V. (1988a). Number-theoretic properties of two-dimensional lattices. *J. Number Theory* **29**: 206–23.

[393] Jean, R. V. (1988b). Model of pattern generation on plants, based on the principle of minimal entropy production. In *Thermodynamics and Pattern Formation in Biology*, eds. I. Lamprecht & A. I. Zotin. West Berlin: W. de Gruyter Pub., pp. 249–64.

[394] Jean, R. V. (1988c). Phyllotactic pattern generation: A conceptual model. *Ann. Bot. (London)* **61**: 293–303.

[395] Jean, R. V. (1989a). Phyllotaxis: A reappraisal. *Can. J. Bot*. **67**: 3103–7.

[396] Jean, R. V. (1989b). Concepts mathématiques pour l'etude du développement des pousses chez les plantes. In *Acta Quatro Congreso Int. de Biomate-matica, Lima*, pp. 97–122.

[397] Jean, R. V. (1990). A synergic approach to plant pattern generation. *Math. Bio-sci*. **98**: 13–47.

[398] Jean, R. V. (1991). Hierarchy and autoevolutionism in a general system approach to plant pattern morphogenesis. *Int. J. General Systems* **18**: 201–12.

[399] Jean, R. V. (1992a). Model testing in phyllotaxis. *J. Theor. Biol*. **156**(1): 41–52.

[400] Jean, R. V. (1992b). Nomothetical modelling of sprial symmetry in biology. *Symmetry* **1**(1): 81–91; and in *Fivefold Symmetry*, ed. I. Hargittai. Singapore: World Scientific, pp. 505–28.

[401] Jean, R. V. (1992c). On the origins of spiral symmetry in plants. In *Spiral Symmetry*, eds. I. Hargittai & C. A. Pickover. Singapore: World Scientific, pp. 323–51.

[402] Jean, R. V. (1993a). Main results of a systemic model in plants. In *Recent Advances in Cybernetics and Systems*, eds. A. Ghosal and P. N. Murthy. India: McGraw-Hill, pp. 413–16.

[403] Jean, R. V. (1993b). A theory and a model for pattern generation in plants. *J. Biol. Syst*. **1**(2): 159–86.

[404] Jean, R. V. (In press). Modélisation de patterns chez les plantes. In *Dynamique et Morphologie*, ed. D. Barabé. Montreal: Orbis Publisher.

[405] Jean, R, V. (Unpublished). Aspects mathématiques du problème des patterns à la surface des plantes et dans les bourgeons. Paper presented at *54th ACFAS Congress, Montréal*, 1986.

[406] Jean, R. V. & Bicknell-Johnson, M. (1989). An adventure into applied mathematics with Fibonacci numbers. *School Science and Mathematics* **89**(6): 487–98.

[407] Jean, R. V. & Schwabe, W. W. (1990). Shoot development of plants, *UMAP Module 702*, COMAP, Lexington, Mass.; and in *UMAP Tools for Teaching 1989*, pp. 169–208.

[408] Jensen, L. C. W. (1968). Primary stem vascular patterns in three subfamilies of the Crassulaceae. *Am. J. Bot*. **55**: 553–63.

[409] Jesuthasan, S. & Green, P. B. (1989). On the mechanism of decussate phyllotaxis: Biophysical studies on the tunica layer of *Vinca major. Am. J. Bot*. **76**: 1152–66.

[410] Jolicoeur, P. (1963). The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* **19**: 497–9.

[411] Jolicoeur, P. (1989). A simplified model for bivariate complex allometry. *J. Theor. Biol*. **140**: 41–9.

[412] Kaplan, D. R. & Hagemann, W. (1991). The relationship of cell and organism in vascular plants. Are cells the building blocks of plant form? *Bioscience* **41**: 693–703.

[413] Kappraff, J. (1992a). The spiral in nature, myth, and mathematics. In *Spiral Symmetry*, eds. I. Hargittai & C. A. Pickover. Singapore: World Scientific, pp. 1–46.

[414] Kappraff, J. (1992b). The relations between mathematics and mysticism of the golden mean through history. In *Fivefold Symmetry*, ed. I. Hargittai. Singapore: World Scientific, pp. 33–65.

[415] Katz, M. B. (1978). *Questions of Uniqueness and Resolution in Reconstruction from Projections, Lecture Notes in Biomathematics*. New York: Springer-Verlag.

[416] Kavanagh, A. J. & Richards, O. W. (1942). Mathematical analysis of the relative growth of organisms. *Proc. Rochester Acad. Sci*. **8**: 150–74.

[417] Kawaguchi, Y. (1982). A morphological study of the form of nature. *Computer Graphics*. **16**(3): 223–32.

[418] Kedves, M. (1990). Quasi-crystalloid basic molecular structure of the sporoderm. *Rev. Palaeobot. Palynol*. **64**: 181–6.

[419] Kelley, A. & Groves, G. W. (1970). *Crystallography and Crystal Defects*. Bristol: W. Arrowsmith Ltd.

[420] Kendrew, J. C. (1961). The three-dimensional structure of a protein molecule. *Sci. Am*. **Dec.**: 96–110.

[421] Kerns, K. R., Collins, J. L., & Kim, H. (1936). Developmental studies of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. I. Origin and growth of leaves and inflorescence. *New Phytol*. **35**: 305–17.

[422] Khintchine, A. I. (1957). *Mathematical Foundations of Information Theory*. New York: Dover.

[423] Khintchine, A. I. (1963). *Continued Fractions*. Groningen: Noordhoffeltd.

[424] Kilmer, W. L. (1971). On growing pine cones and other Fibonacci fruits; McCulloch's localized algorithm. *Math. Biosci*. **11**: 53–7.

[425] King, C. E., Gallaher, E. E. & Levin, D. A. (1975). Equilibrium diversity in plant pollinator systems. *J. Theor. Biol*. **53**: 263–75.

[426] King, R. W. (1983). The shoot apex in transition: Flowers and other organs. In *The Growth and Functioning of Leaves*, eds. J. E. Dale & F. L. Milthorpe. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 109–44.

[427] Kirchoff, B. K. & Rutishauser, R. (1990). The phyllotaxis of *Costus* (Costaceae), *Bot. Gaz*. **151**: 88–105.

[428] Klein, F. (1932). *Elementary Mathematics from an Advanced Standpoint*. New York: Macmillan.

[429] Knuth, D. E. (1973). *The Art of Computer Programming*, vols. 1–3. Palo Alto: Addison-Wesley.

[430] Koch, A. J. (1989). Des cristaux colloidaux à la phyllotaxie, deux exemples de réseaux cristallins en géométrie cylindrique. Doctoral Thesis, University of Lausanne.

[431] Kofler, L. (1963). *Croissance et Développement des Plantes*. Paris: Gauthier-Villars.

[432] Komai, T. (1951). Phyllotaxis-like arrangement of organs and zoöids in some Medusae. *Am. Naturalist* **85**(820): 75–6.

[433] Komai, T. & Yamazi, I. (1945). Order found in the arrangement of organs and zoöids in some Medusae. *Annotationes Zoologicae Japonensis* **23**(1): 1–7.

[434] Kresling, B. (1992). Origami as simulation method for nature's folding patterns. *Symmetry: Culture and Science* **3**(1): 46–7.

[435] Kruger, F. (1973). On the problem of summing up the allometric formula. *Rev. Bio.-Math*. **12**: 123–8.

[436] Kubitzki, K. (1987). Origin and significance of trimerous flowers. *Taxon* **36**(1): 21–8.

[437] Kuich, W. (1970). On the entropy of context-free languages. *Inf. Control* **16**: 173–200.

[438] Kumazawa, M. & Kumazawa, M. (1971). Periodic variations of the divergence angle, internode length and leaf shape, revealed by correlogram analysis. *Phytomorphology* **21**: 376–89.

[439] Lacalli, T. C. & Harrison, L. G. (1979). Turing's conditions and the analysis of morphogenetic models. *J. Theor. Biol*. **76**: 419–36.

[440] Lacroix, C. & Sattler, R. (1988). Phyllotaxis theories and tepal–stamen superposition in *Basella rubra. Am. J. Bot*. **75**: 906–17.

[441] Lacroix, N. H. J. (1985). Deux modèles mathématiques basés sur des principes générateurs. In *Quelques Recherches en Biomathématiques*, ed. R. V. Jean. Montréal: Cahier de l'ACFAS #26, pp. 45–54.

[442] Lacroix, N. H. J. (1986). Formes de bourgeons floraux et géométrie projective. In *Biomathématiques*, ed. R. V. Jean. Montreal: Cahier de l'ACFAS #45, pp. 89–95.

[443] Lambert, D. M. & Hughes, A. J. (1989). Keywords and concepts in structuralist and functionalist biology. In *Dynamic Structures in Biology*, eds. B. C. Goodwin, A. Sibatani & G. Webster. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 62–76.

[444] Larson, P. R. (1976). Development and organization of the secondary vessel system in *Populus grandidentata. Am. J. Bot*. **63**: 369–81.

[445] Larson, P. R. (1977). Phyllotactic transitions in the vascular system of *Populus deltoïdes* Barts, as determined by ^{14}C labelling. *Planta* **134**: 241–9.

[446] Larson, P. R. (1983). Primary vascularization and the siting of primordia. In *The Growth and Functioning of Leaves*, eds. J. E. Dale & F. L. Milthorpe. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 25–51.

[447] Lauffer, M. A. & Stevens, C. L. (1968). Structure of the tobacco mosaic virus particle; polymerisation of the tobacco mosaic virus protein. *Advan. Virus Res*. **13**: 1–63.

[448] Lebeau, B., Jolicoeur, P., Pageau, G. & Crossman, E. J. (1986). Asymptotic growth, egg production and trivariate allometry in *Esox masquinongy* Mitchell. *Growth* **50**: 185–200.

[449] LeGuyader, H. (1985). Les langages de la théorie en biologie. Doctoral Thesis, University of Rouen, France.

[450] LeGuyader, H. (1988). La phyllotaxie ou le rêve du crystal vivant. In *Théories Biologiques – Éthique et Expérimentation en Médecine*, ed. H. Barreau. Paris: Éditions du CNRS, pp. 11–153.

[451] Lehmann, N. L. & Sattler, R. (In press). Irregular floral development in *Calla palustris* L. (Araceae) and the concept of homeosis.

[452] Lehninger, A. L. (1969). Bioénergétique. Paris: Ediscience.

[453] Lehninger, A. L. (1982). Principles of Biochemistry. New York: Worth.

[454] Leigh, E. G. (1972). The golden section and spiral leaf-arrangement. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci*. **44**: 163–76.

[455] Leins, P. & Erbar, C. (1985). Ein Beitrag zur Blutenentwicklung der Aristolochiaceen, einer Vermittlergruppe zu den Monokotylen. *Bot. Jahrb. Syst*. **107**: 343–68.

[456] Leins, P. & Schwitalla, S. (1984). Studien an Cactaceen Bluten. I. Einige Bemerkungen zur Blutenentwicklung von Pereskia. *Beitr. Bio. Pflanzen* **60**: 313–23.

[457] Leppik, E. E. (1961). Phyllotaxis, anthotaxis, and sematoxis. *Acta Biotheor*. **14**: 1–28.

[458] Leppik, E. E. (1970). Evolutionary differentiation of the flower head of the Compositae. II. *Ann. Bot. Fennici*. **7**: 325–52.

[459] Leppik, E. E. (1977). The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect–flower interaction. In *The Biology and Chemistry of the Compositae*, eds. V. H. Heywood, J. B. Harborne & B. L. Turner. New York: Academic Press, pp. 61–90.

[460] Lestiboudois, M.T. (1848). Phyllotaxie anatomique. *Ann. Sci. Nat*. **3**(1), #10: 15–105.

[461] LeVèque, W. J. (1977). *Fundamentals of Number Theory*. Reading, Mass.: Addison-Wesley.

[462] Levitov, L. S. (1990). Hamiltonian approach to phyllotaxis. *Landau Institute Preprint*.

[463] Levitov, L. S. (1991a). Energetic approach to phyllotaxis. *Europhys. Lett*. **14**(6): 533–9.

[464] Levitov, L. S. (1991b). Phyllotaxis of flux lattices in layered superconductors. *Phys. Rev. Lett*. **66**(2): 224–7.

[465] Lewontin, R. C, Rose, S. & Kamin, L. J. (1984). *Biology, Ideology, and Human Nature. Not in Our Genes*. New York: Pantheon Books.

[466] Li, Jing Gong (1986). On plant phyllotaxy. *J. Biomathematics* **1**: 1–8. (In Chinese with English summary.)

[467] Lima-de-Faria, A. (1988). *Evolution without Selection*. New York: Elsevier.

[468] Linden, F. M. J. van der (1990). Creating phyllotaxis, the dislodgement model. *Math. Biosci*. **100**(2): 161–200.

[469] Lindenmayer, A. (1971). Developmental systems without cellular interaction: Their languages and grammars. *J. Theor. Biol*. **30**: 455–84.

[470] Lindenmayer, A. (1975). Developmental algorithms for multicellular organisms: A survey of L-systems. *J. Theor. Biol*. **54**: 3–22.

[471] Lindenmayer, A. (1977a). Theories and observations of developmental biology. In *Foundational Problems in Special Sciences*, eds. Butts & Hintikka. Dordrecht, Holland: Reidel, pp. 108–18.

[472] Lindenmayer, A. (1977b). Paracladial relationships in leaves. *Ber. Dtsch. Bot. Ges*. **90**: 287–301.

[473] Lindenmayer, A. (1978a). Algorithms for plant morphogenesis. In *Theoretical Plant Morphology*, ed. R. Sattler. The Hague: Leiden University Press, pp. 37–81. (Suppl. to *Acta Biotheoretica* **27**.)

[474] Lindenmayer, A. (1978b). Growth functions of cell populations with lineage control. In *Biomathematics and Cell Kinetics*, eds. A. J. Valleron & P. D. M. MacDonald. New York: Elsevier, pp. 117–33.

[475] Linford, M. B. (1983). Fruit quality studies. II. Eye number and eye weight. *Pineapple Quarterly* **3**(4): 185–95.

[476] Lishchitovich, L. I. (1974). Mathematical modelling of stationary morphogenesis of roots in dicotyledonous plants. *Fiziologiya i Biochimiya Kulturnick Rastenii* **6**: 488–95. (In Russian with English summary.)

[477] Loiseau, J. E. (1957). Evolution de la phyllotaxie chez *Tropaeolum majus* L. cultivé en chambres lumineuses conditionnées. *Bull Sc. Bourgogne* **18**: 57–9.

[478] Loiseau, J. E. (1959). Observations et expérimentations sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques balsaminacées. *Ann. Sci. Nat. Bot*. **20**: 1–214.

[479] Loiseau, J. E. (1965). Anisocladie hélicoïdale et hélices foliaires multiples chez quelques angiospermes. In *Travaux Dédiés à* L. Plantefol. Paris: Masson, pp. 367–89.

[480] Loiseau, J. E. (1969). *La Phyllotaxie*. Paris: Masson et Cie.

[481] Loiseau, J. E. (1976). Anisocladie hélicoïdale chez deux schrophylariacées: *Veronica Scutellata, Ilysanthes Parviflora. Phytomorphology* **26**: 23–35.

[482] Loiseau, J. E. & Deschartres, R. (1961). Les phyllotaxies bijuguées. *Mem. Bull. Soc. Bot. Fr*. **108**: 105–16.

[483] Loiseau, J. E. & Messadi, M. (1957). Observations sur des phyllotaxies à angles oscillants. *Bull. Sci. Bourgogne* **18**: 61–4.

[484] Lovtrup, S. & Sydow, B. von (1974). D'Arcy Thompson's theorems and the shape of the molluscan shell. *Bull. Math. Biol*. **36**: 567–75.

[485] Luck, J. & Luck, H. B. (1984). Un mécanisme générateur d'hélices phyllotaxiques. *Actes du 4e Séminaire de l'Ecole de Biologie Théorique, Solignac*, June 4–8, 1984. CNRS, France.

[486] Luck, H. B. (1975). Elementary behavioral rules as a foundation for morphogenesis. *J. Theor. Biol*. **54**: 23–34.

[487] Luck, H. B. & Luck, J. (1986). Unconventional leaves (an application of map 0L-systems to biology). In *The Book of L*, eds. G. Rozenberg & A. Salomaa. Berlin: Springer-Verlag, pp. 275–89.

[488] Ludwig, F. (1896). Weiteres über Fibonaccicurven. *Botanisches Centralblatt* **68**: 7.

[489] Lyndon, R. F. (1972). Leaf formation and growth at the shoot apical meristem. *Physiol. Veg*. **10**: 209–22.

[490] Lyndon, R. F. (1976). The shoot apex. In *Cell Division in Higher Plants*, ed. M. M. Yeoman. London: Academic Press, pp. 285–314.

[491] Lyndon, R. F. (1977). Interacting processes in vegetative development and in the transition to flowering at the shoot apex. In *Integration of Activity in the Higher Plant*, ed. D. H. Jennings. *Symp. Soc. Exper. Biol*. **31**: 221–50, Cambridge University Press.

[492] Lyndon, R. F. (1978a). Flower development in *Silene*: Morphology and sequence of primordia. *Ann. Bot*. **42**: 1343–8.

[493] Lyndon, R. F. (1978b). Phyllotaxis and the initiation of primordia during flower development in *Silene. Ann. Bot*. **42**: 1349–60.

[494] Lyndon, R. F. (1979a). Rates of growth and primordial initiation during flower development in *Silene* at different temperatures. *Ann. Bot*. **43**: 539–51.

[495] Lyndon, R. F. (1979b). A modification of flowering and phyllotaxis in *Silene. Ann. Bot*. **43**: 553–8.

[496] Lyndon, R. F. (1990). *Plant Development: The Cellular Basis*. London: Unwin Hyman.

[497] MacCurdy, E. (1955). *The Notebooks of Leonardo da Vinci*. New York: Braziller.

[498] Mackay, A. L. (1980). The packing of three-dimensional spheres on the surface of a four-dimensional hypersphere. *J. Physics, A: Math, and Gen*. **13**: 3373–9.

[499] Mackay, A. L. (1986). Generalised crystallography. *Comp. and Maths, with Appls*. **12B**: 21–37.

[500] Mackay, A. L. (Unpublished). A time quasi-crystal.

[501] Magnus, W. & Grossman, I. (1971). *Les Groupes et leurs Graphes*. Paris: Dunod.

[502] Mahler, K. Cassels, J. W. S. & Ledermann, W. (1951). Farey section in $k(i)$ and $k(p)$. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **243A**: 585–628.

[503] Majumdar, G. P. (1948). Leaf development at the growing apex and phyllotaxis in *Heracleum. Proc. Ind. Acad. Sci*. **28**: 83–98.

[504] Maksymowych, R. (1973). *Analysis of Leaf Development*. Cambridge: Cambridge University Press.

[505] Maksymowych, R., Cordero, R. E. & Erickson, R. O. (1976). Long-term developmental changes in *Xanthium* induced by gibberellic acid. *Am. J. Bot*. **68**: 1047–53.

[506] Maksymowych, R. & Erickson, R. O. (1977). Phyllotactic change induced by gibberellic acid in *Xanthium* shoot apices. *Am. J. Bot*. **64**: 33–44.

[507] Mandelbrot, B. B. (1982). *The Fractal Geometry of Nature*. San Francisco: W. H. Freeman.

[508] Marc, J. & Hackett, W. P. (1991). Gibberellin-induced reorganization of spatial relationships of emerging leaf primordia at the shoot apical meristem in *Hedera helix* L. *Planta* **185**: 171–8.

[509] Marc, J. & Palmer, J. H. (1981). Photoperiodic sensitivity of inflorescence initiation and development in sunflower. *Field Crops Res*. **4**: 155–64.

[510] Marc, J. & Palmer, J. H. (1982). Changes in mitotic activity and cell size in the apical meristem of *Helianthus annuus* L. during the transition to flowering. *Am. J. Bot*. **69**: 768–75.

[511] Marc, J. & Palmer, J. H. (1984). Variation in cell cycle time and nuclear DNA content in the apical meristem of *Helianthus annuus* L. during the transition to flowering. *Am. J. Bot*. **71**: 588–95.

[512] Marvin, D. A. (1989). Dynamics of telescoping Inovirus: A mechanism for assembly at membrane adhesions. *Int. J. Biol. Macromol*. **11**: 159–64.

[513] Marvin, D. A. (1990). Model-building studies of Inovirus: Genetic variations on a geometric theme. *Int. J. Biol. Macromol*. **13**: 125–38.

[514] Marzec, C. (1987). Phyllotaxis as a dissipative structure. *Mathematical Modelling* **8**: 740–5. (*Proc. 1st Int. Symp. on Phyllotaxis, U. of Berkeley*, July 1985; pp. 729–61 of *Proc. 5th Int. Conf. on Math. Modelling in Sci. and Tech.*)

[515] Marzec, C. & Kappraff, J. (1983). Properties of maximal spacing on a circle related to phyllotaxis and to the golden mean. *J. Theor. Biol*. **103**: 201–26.

[516] Mathai, A. M. & Davis, T. A. (1974). Constructing the sunflower head. *Math. Biosci*. **20**: 117–33.

[517] Maynard-Smith, J. (1971). *Mathematical Ideas in Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.

[518] Mayr, E. (1988). *Towards a New Philosophy of Biology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

[519] McCully, M. E. & Dale, H. M. (1961). Variations in leaf number in *Hippuris*. A study of whorled phyllotaxis. *Can. J. Bot*. **39**: 611–25.

[520] McDonald, E. A. (1975). Effects of primordial spacing in phyllotaxis. Ph.D. Dissertation, Wye College, University of London.

[521] McIntire, G. I. (1987). The role of water in the regulation of plant development. *Can. J. Bot*. **65**: 1287–98.

[522] Meakin, P. (1986). Computer simulation of growth and aggregation processes. In *On Growth and Form: Fractal and Non-Fractal Patterns in Physics*, eds. H. E. Stanley & N. Ostrowsky. Boston: Nijhoff, pp. 111–35.

[523] Meicenheimer, R. D. (1979). Relationships between shoot growth and changing phyllotaxy of *Ranunculus. Am. J. Bot*. **66**: 557–69.

[524] Meicenheimer, R. D. (1980). Growth characteristics of *Epilobium hirsutum* shoots exhibiting bijugate and spiral phyllotaxy. Ph.D. Dissertation, Department of Botany, Washington State University.

[525] Meicenheimer, R. D. (1981). Changes in *Epilobium* phyllotaxy induced by N-1-naphthylphthalamic acid and α-4-chlorophenoxyisobutryic acid. *Am. J. Bot*. **68**: 1139–54.

[526] Meicenheimer, R. D. (1982). Change in *Epilobium* phyllotaxy during reproductive transition. *Am. J. Bot*. **69**: 1108–18.

[527] Meicenheimer, R. D. (1986). Role of Parenchyma in *Linum usitatissimum* leaf trace patterns. *Am. J. Bot*. **73**(12): 1649–64.

[528] Meicenheimer, R. D. (1987a). Role of stem growth in *Linum usitatissimum* leaf patterns. *Am. J. Bot*. **74**: 857–67.

[529] Meicenheimer, R. D. (1987b). Empirical model of stem growth and vasculature differentiation processes. *Mathematical Modelling* **8**: 746–50. (*Proc. 1st Int. Symp. on Phyllotaxis, U. of Berkeley*, July 1985; pp. 729–61 of *Proc. 5th Int. Conf. on Math Modelling in Sci. and Tech.*)

[530] Meicenheimer, R. D. & Zagorska-Marek, B. (1989). Consideration of the geometry of phyllotactic triangular unit and discontinuous phyllotactic transitions. *J. Theor. Biol*. **139**: 359–68.

[531] Meinhardt, H. (1974). The formation of morphogenetic gradients and fields. *Ber. Dtsch. Bot. Ges*. **87**: 101–8.

[532] Meinhardt, H. (1976). Morphogenesis of lines and nets. *Differentiation* **6**: 117–23.

[533] Meinhardt, H. (1982). *Models of Biological Pattern Formation*. New York: Academic Press.

[534] Meinhardt, H. (1984). Models of pattern formation and their application to plant development. In *Positional Controls in Plant Development*, eds. P. W. Barlow & D. J. Carr. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 1–32.

[535] Meinhardt, H. & Gierer, A. (1974). Applications of a theory of biological pattern formation based on lateral inhibition. *J. Cell Sci*. **15**: 321–46.

[536] Mesarovic, M. D. (1968). Systems theory and biology – view of a theoretician. In *Systems Theory and Biology*, ed. M. D. Mesarovic. New York: Springer-Verlag, pp. 59–87.

[537] Mesarovic, M. D. (1972). A mathematical theory of general systems. In *Trends in General Systems Theory*, ed. G. Klir. New York: Wiley-Interscience, pp. 251–69.

[538] Mesarovic, M. D., Macko, D. & Takahara, Y. (1970). *Theory of Hierarchical, Multilevel Systems*. New York: Academic Press.

[539] Meyen, S. V. (1973). Plant morphology in its nomothetical aspects. *Bot. Rev*. **39**(3): 205–60.

[540] Meyen, S. V. (1978). Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: The need for cross-pollination. *Theoretical Plant Morphology, Acta Biotheoretica* **27**: 21–36.

[541] Michelini, F. J. (1958). The plastochron index in developmental studies of *Xanthium italicum* Moretti. *Am. J. Bot*. **45**: 525–33.

[542] Millener, L. H. (1952). An experimental demonstration of the dependence of phyllotaxis on rate of growth. *Nature* **169**: 1052–3.

[543] Milthorpe, F. L. (ed.). (1956). *The Growth of Leaves*. London: Butterworths.

[544] Mingo-Castel, A. M., Gomez-Campo, C, Tortosa, M. E. & Pelacho, A. M. (1984). Hormonal effects on phyllotaxis of *Euphorbia lanthyres* L. *Bot. Mag. Tokyo* **97**: 171–8.

[545] Mitchison, G. J. (1977). Phyllotaxis and the Fibonacci series. *Science* **196**: 270–5.

[546] Mohr, H. (1982). Principles in plant morphogenesis. In *Axioms and Principles of Plant Construction*, ed. R. Sattler. Boston: Nyhoff and Junk, pp. 93–111.

[547] Moncur, M. W. (1981). *Floral Initiation in Field Crops*. Melbourne, Australia: SCIRO.

[548] Monroy Ata, A. (1989). Le réseau hydrique du xylème comme un possible système de coordination fonctionnelle de la plante entière. In *Installation de Plantes Pérennes de la Zone Aride Soumises à des Contraintes Hydriques Contrôlées et à des Coupes*. Doctoral Dissertation, Université des Sciences et des Techniques du Languedoc, Montpellier, France.

[549] Morowitz, H. J. (1968). *Energy Flow in Biology*. New York: Academic Press.

[550] Morowitz, H. (1972). *Entropy for Biologists — An Introduction to Thermodynamics*, 3rd ed. New York: Academic Press.

[551] Moseley, H. (1842). On conchyliometry. *Philos. Mag. Ser. 3* **21**(138): 300–5.

[552] Mowshowitz, A. (1967). Entropy and the complexity of graphs. *Technical Report Concomp*, University of Michigan. (Doctoral dissertation published as four articles in *Bull. Math. Biophys*. **30**, 1968.)

[553] Murray, B. J., Mauk, C. & Nooden, L. D. (1982). Restricted vascular pipelines and orthostichies in plants. *What's New in Plant Physiology* **13**(9): 33–6.

[554] Murray, J. (1988). Les taches du léopard. *Pour la Science* **May**: 78–87.

[555] Nabarro, F. R. N. (1967). *Theory of Crystal Dislocations*. Oxford: Clarendon Press.

[556] Nägeli, C. (1858). Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäfasspflanzen und die Anordnung der Gefässtränge im Stengel. *Beitr. Wiss. Bot*. **1**: 1–156.

[557] Nagy, D. (1987). Ideal and fuzzy symmetries: From the hard approach to the soft one. In *Symmetry in a Cultural Context*, ed. D. Nagy. Tempe: Arizona State University Press, pp. 1–6.

[558] Namboodiri, K. K. & Beck, C. B. (1968). A comparative study of the primary vascular system of conifers. *Am. J. Bot*. **55**: 447–72.

[559] Naumann, C. F. (1845). *Über den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung vieler Pflanzen*. Dresden & Leipzig: Arnoldische Buchhandlung.

[560] Needham, A. R. (1991). A study of sunflower quasicrystallography. Master of Science Thesis, University of Melbourne, Australia.

[561] Needham, A. R., Rouse, J. L. & Bursill, L. A. (In press). Chirality and phyllotaxis of *Helianthus tuberosus*: A multihead sunflower.

[562] Nelson, D. R. (1986). Quasicrystals. *Sci. Amer*. **255**(2): 42–51.

[563] Nicolis, G. & Prigogine, I. (1977). *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems*. New York: Wiley.

[564] Niklas, K. J. (1986). Computer-simulated plant evolution. *Sci. Amer*. **254**: 78–86. Also L'évolution des plantes simulée par ordinateur. *Pour la Science* **May**: 34–44.

[565] Niklas, K. J. (1988). The role of phyllotactic pattern as a «developmental constraint» on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* **42**(1): 1–16.

[566] Nobel, P. S. (1986). Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. In *On the Economy of Plant Form and Function*, ed. T. J. Givnish. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 83–103.

[567] Northrop, E. P. (1975). *Riddles in Mathematics, a Book in Paradoxes*. New York: Krieger.

[568] Nougarede, A. (1967). Experimental cytology of the shoot apical cells during vegetative growth and flowering. *Int. Rev. Cytol*. **21**: 203–351.

[569] Nougarède, A. (1971). Méristèmes. In *Encyclopedia Universalis* **10**, 1st ed., Paris, pp. 808–18.

[570] Novak, F. A. (1966). *The Pictorial Encyclopedia of Plants and Flowers*, ed. J. G. Barton. New York: Crown Publishers Inc.

[571] Occelli, R. (1985). Transitions ordre-désordre dans les structures convectives bi-dimensionelles. Doctoral Thesis, University of Provence, Marseille.

[572] O'Grady, R. T. & Brooks, D. R. (1988). Teleology and biology. In *Entropy, Information, and Evolution, New Perspectives on Physical and Biological Evolutions*, eds. B. H. Weber, D. J. Depew & J. D. Smith. Cambridge, Mass.: MIT Press.

[573] Olds, C. D. (1963). *Continued Fractions*. Toronto: Random House.

[574] O'Neil, T. (1961). Primary vascular organization of *Lupinus* shoot. *Bot. Gaz*. **123**: 1–9.

[575] Palmer, J. H. & Hernandez, F. L. (1988a). Organization of florets and seed rows in the sunflower capitulum. *Proc. 7th Australian Sunflower Workshop, Echuca*, pp. 31–4.

[576] Palmer, J. H. & Hernandez, F. L. (1988b). Techniques to change the number of floret and seed rows in the sunflower capitulum. *Proc. 12th Int. Sunflower Conf. 2, NoviSad, Yugoslavia*, pp. 156–7.

[577] Palmer, J. H. & Marc, J. (1982). Wound-induced initiation of involucral bracts and florets in the developing sunflower inflorescence. *Plant and Cell Physiol*. **23**: 1401–9.

[578] Palmer, J. H. & Steer, B. T. (1985). The generative area as the site of floret initiation in the sunflower capitulum and its integration to predict floret number. *Field Crops Res*. **11**: 1–12.

[579] Papentin, F. (1980). On order and complexity. I. General considerations. *J. Theor. Biol*. **87**: 421–56.

[580] Pattee, H. H. (1969a). How does a molecule become a message? *Developmental Biol. Suppl*. **3**: 1–16.

[581] Pattee, H. H. (1969b). Physical conditions for primitive functional hierarchies. In *Hierarchical Structures*, eds. L. L. Whyte, A. G. Wilson & D. Wilson. New York: American Elsevier, pp. 161–78.

[582] Pattee, H. H. (1970). The problem of biological hierarchy. In *Towards a Theoretical Biology*, vol. 3, ed. C. H. Waddington. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 117–36.

[583] Pattee, H. H. (1971). Can life explain quantum mechanics? In *Quantum Theory and Beyond*, ed. T. Bastin. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 307–21.

[584] Pattee, H. H. (ed.) (1974). *Hierarchy Theory, the Challenge of Complex Systems*. New York: Braziller.

[585] Pauling, L. & Corey, R. B. (1951). The structure of synthetic polypeptides. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **37**: 241–50.

[586] Pauling, L. & Corey, R. B. (1953). Compound helical configurations of polypeptide chains: Structure of proteins of the α-keratin type. *Nature* **171**: 59.

[587] Paz, A., & Solomaa, A. (1973). Integral sequential word functions and growth equivalence of Lindenmayer systems. *Inf. Control* **23**: 313–43.

[588] Pearsall, W. H. (1927). Growth studies. VI. On the relative sizes of growing plant organs. *Ann. Bot*. **41**: 549–56.

[589] Petukhov, S. V. (1981). *Biomechanic, Bionic and Symmetry*. Moscow: USSR Academy of Sciences. (In Russian.)

[590] Petukhov, S. V. (1988). *Geometries of Living Nature and Algorithms of Self-Organization*. In the series Mathematics and Cybernetics #6, Moscow: Znanie. (In Russian.)

[591] Peusner, L. (1974). *Concepts in Bioenergetics*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

[592] Phelouzat, R. (1955). Disposition des feuilles dans les premiers stades du développement chez quelques dicotylédones. *Rev. Gén. Bot*. **62**: 454–97.

[593] Philipson, W. R. (1935). A grass with spiral phyllotaxis *Micraira subolifoila. Kiev Bull. Add. Ser*. **1935**: 324–6.

[594] Philipson, W. R. (1949). The ontogeny of the shoot apex in dicotyledons. *Biol. Rev*. **24**: 21–50.

[595] Philipson, W. R. (1963). Vascular patterns in dicotyledons. *Bot. Rev*. **29**: 382–404.

[596] Piélou, E. C. (1969). *Introduction to Mathematical Ecology*. New York: Wiley-Interscience.

[597] Pilet, P. E. (1967). *L'Energétique Végétale*. Paris: Les Presses Universitaires de France.

[598] Pippenger, N. (1978). La théorie de la complexité *Pour la Science* **10**: 86–95.

[599] Plantefol, L. (1946a). Sur les méthodes en phyllotaxie. *C. R. Acad. Sci. Paris* **222**: 1508–10.

[600] Plantefol, L. (1946b). Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. I. Historique et critique. II. La phyllotaxie des monocotylédones. *Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. II* **7**: 153–229.

[601] Plantefol, L. (1947). Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. III. La phyllotaxie des dicotylédones. IV. Généralisations et conclusions. *Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. II* **8**: 1–71.

[602] Plantefol, L. (1948). *La Théorie des Hélices Foliaires Multiples*. Paris: Masson.

[603] Plantefol, L. (1949). A new theory of phyllotaxis. *Nature* **163**: 331–2.

[604] Plantefol, L. (1950). La phyllotaxie. *Année Biol*. **54**: 447–60.

[605] Plantefol, L. (1951). Phyllotaxie et point végétatif. *Scientia* **86**: 91–8.

[606] Plantefol, L. (1956). Sur les variations phyllotaxiques de *Stapelia hirsuta. C. R. Acad. Sci. Paris* **243**: 916–19.

[607] Plantefol, L. (1963). Rapport sur la tératologie des organes végétatifs. *Mem. Soc. Bot. Fr*. **42**: 5–16.

[608] Poethig, R. S. (1990). Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science* **250**: 923–30.

[609] Pollard, J. H. (1973). *Mathematical Models for Growth of Human Populations*. Cambridge: Cambridge University Press.

[610] Popham, R. A. & Chan, A. P. (1952). Origin and development of the receptacle of *Chrysanthemum morifolium. Am. J. Bot*. **39**: 329–39.

[611] Popper, K. (1968). *The Logic of Scientific Discovery*. New York: Harper & Row.

[612] Priestley, J. H. & Scott, L. I. (1933). Phyllotaxis in the dicotyledon from the standpoint of developmental anatomy. *Biol. Rev. (London)* **8**: 241–68.

[613] Priestley, J. H. & Scott, L. I. (1936). The vascular anatomy of *Helianthus annuus* L. *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc*. **3**: 159–73.

[614] Priestley, J. H. Scott, L. I. & Gillett, E. C. (1935). The development of the shoot in *Alstroemeria* and the unit of shoot growth in monocotyledons. *Ann. Bot*. **49**: 161–79.

[615] Priestley, J. H., Scott, L. I. & Mattinson, K. M. (1937). Dicotyledon phyllotaxis from the standpoint of development. *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc*. **3**: 380–8.

[616] Prigogine, I. & Glansdorff, P. (1971). *Structure, Stabilité et Fluctuation*. Paris: Masson.

[617] Prusinkiewicz, P. & Hanan, J. (1989). Lindenmayer systems, fractals and plants. *Lecture Notes in Biomathematics* **79**. New York: Springer-Verlag.

[618] Prusinkiewicz, P. & Lindenmayer, A. (1990). *The Algorithmic Beauty of Plants*. New York: Springer-Verlag.

[619] Radl, E. (1930). *History of Biological Theories*. Oxford: Oxford University Press.

[620] Rashevsky, N. (1954). Topology and life: In search of general mathematical principles in biology and sociology. *Bull. Math. Biophys*. **16**: 317–48.

[621] Rashevsky, N. (1955). Life, information theory and topology. *Bull. Math. Biophys*. **17**: 229–35.

[622] Rashevsky, N. (1960). *Mathematical Biophysics, Physico-Mathematical Foundations of Biology*, vols. 1 & 2. New York: Dover.

[623] Rashevsky, N. (1961). *Mathematical Principles in Biology and their Applications*. Springfield, Ill.: Thomas.

[624] Rashevsky, N. (1965). Models and mathematical principles in biology. In *Theoretical and Mathematical Biology*, eds. T. H. Watermann & H. J. Morowitz. Toronto: Blaisdel, pp. 36–54.

[625] Rashevsky, N. (1968). Organismic sets. II. Some general considerations. *Bull. Math. Biophys*. **30**: 163–74.

[626] Rasmussen, N. (1992). Studies on the determination of organ pattern and organ identity in flower development. Ph.D. Dissertation, Stanford University, Stanford, California.

[627] Rees, A. R. (1964). The apical organization and phyllotaxis of the oil palm. *Ann. Bot. (N.S.)* **28**: 57–69.

[628] Reeves, E. C. R. & Huxley, J. S. (1972). Some problems in the study of allometric growth. In *Problems of Relative Growth*, ed. J. S. Huxley. New York: Dover, pp. 267–303.

[629] Reffye, P. de, Edelin, C. & Jaeger, M. (1989). La modélisation de la croissance des plantes. *La Recherche* **20**(207): 159–68.

[630] Reinberg, A. (1977). *Des Rhythmes Biologiques à la Chronobiologie*. Paris: Gauthier-Villars.

[631] Rényi, A. (1961). On measures of entropy and information. *Proc. 4th Berkeley Symposium on Mathematical and Statistical Problems*, vol. 1. Berkeley: University of California Press, pp. 547–61.

[632] Reverberi, D. (1985). Clockspring model of sprouting and blossoming. *J. Appl. Math. and Phys*. **36**(5): 743–56.

[633] Ricard, J. (1960). *La Croissance des Végétaux*, Collection Que sais je? Paris: Presses Univ. de France.

[634] Ricciardi, L. M. (1977). Diffusion processes and related topics. *Lecture Notes in Biomathematics* **14**. New York: Springer-Verlag.

[635] Richards, F. J. (1948). The geometry of phyllotaxis and its origin. *Symp. Soc. Exper. Biol*. **2**. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 217–45.

[636] Richards, F. J. (1951). Phyllotaxis: Its quantitative expression and relation to growth in the apex. *Philo. Trans. Roy. Soc. London* **235B**: 509–64.

[637] Richards, F. J. (1955). Über einige Fragen betreffend die Messung von Blattstellung. *Planta* **45**: 198–207.

[638] Richards, F. J. (1956). Spatial and temporal correlations involved in leaf pattern production at the apex. In *The Growth of Leaves*, ed. F. L. Milthorpe. London: Butterworths, pp. 66–76.

[639] Richards, F. J. (1959). A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* **10**: 290–300.

[640] Richards, F. J. (1969). The quantitative analysis of growth. In *Plant Physiology, a Treatise*, vol. 5A, ed. F. C. Steward. New York: Academic Press, pp. 3–76.

[641] Richards, F. J. & Schwabe, W. W. (1969). Phyllotaxis: A problem of growth and form. In *Plant Physiology, a Treatise*, vol. 5A, ed. F. C. Steward. New York: Academic Press, pp. 79–116.

[642] Richards, O. W. & Kavanagh, A. J. (1945). The analysis of growing form. In *Essays on Growth and Form*, eds. W. E. Le Gros Clark & P. B. Medawar. London: Oxford University Press, pp. 188–230.

[643] Richter, P. H. & Schranner, R. (1978). Leaf arrangement, geometry, morphogenesis, and classification. *Naturwissenschaften* **65**: 319–27.

[644] Ridley, J. N. (1982a). Packing efficiency in sunflower heads. *Math. Biosci*. **58**: 129–39.

[645] Ridley, J. N. (1982b). Computer simulation of contact pressure in capitula. *J. Theor. Biol*. **95**: 1–11.

[646] Ridley, J. N. (1986). Ideal phyllotaxis on general surfaces of revolution. *Math. Biosci*. **79**: 1–24.

[647] Ridley, J. N. (1987). Descriptive phyllotaxis on surfaces with circular symmetry. *Mathematical Modelling* **8**: 751–5. (*Proc. 1st Int. Symp. on Phyllotaxis, U. of Berkeley*, July 1985; pp. 729–61 of *Proc. 5th Int. Conf. on Math. Modelling in Sci. and Tech*.)

[648] Rigaut, J. P. (1987). Fractals, semi-fractals et biométrie. In *Fractals, Dimension Non-Entières et Applications*, ed. G. Sherbit. Paris: Masson et Cie, pp. 231–81.

[649] Rijven, A. H. G. C. (1969). Randomness in the genesis of phyllotaxis. II. *New Phytol*. **68**: 377–86.

[650] Rivier, N. (1986). A botanical quasicrystal. *J. Phys. France, Collogue C3, Suppl*. **7**(47): 299–309.

[651] Rivier, N. (1988). Crystallography of spiral lattices. *Mod. Phys. Letters B* **2**: 953–60.

[652] Rivier, N. (1990). The structure and dynamics of patterns of Bénard convection cells. *Proc. IUTAM Symp. on Fluid Mechanics of Stirring and Mixing, La Jolla, California*, August, 1990.

[653] Rivier, N., Koch, A. J. & Rothen, F. (1991). Crystallography of composite flowers: Mode locking and dynamical maps. In *Proc. Cargese Symp. on Biologically Inspired Physics*, September, 1990, ed. S. Leibler. New York: Plenum.

[654] Rivier, N., Occelli, R., Pantaloni, J. & Lissowski, A. (1984). Structure of Bénard convection cells, phyllotaxis and crystallography in cylindrical symmetry. *J. Phys*. **45**: 49–63.

[655] Roach, W. A. (1939). Plant injection as a physiological method. *Ann. Bot. (N.S.)* **3**: 155–226.

[656] Robbins, J. (1957). Gibberellic acid and the reversal of adult *Herdera* to a juvenile state. *Am. J. Bot*. **44**: 743–6.

[657] Roberts, D. W. (1977). A contact pressure model for semidecussate and related phyllotaxis. *J. Theor. Biol*. **68**: 583–97.

[658] Roberts, D. W. (1978). The origin of Fibonacci phyllotaxis – an analysis of Adler's contact pressure model and Mitchison's expanding apex model. *J. Theor. Biol*. **74**: 217–33.

[659] Roberts, D. W. (1984). A chemical contact pressure of phyllotaxis. *J. Theor. Biol*. **108**: 481–90.

[660] Roberts, D. W. (1987). The chemical contact pressure model for phyllotaxis: Application to phyllotaxis changes in seedlings and to anomalous phyllotaxis. *J. Theor. Biol*. **125**: 141–61.

[661] Roberts, D. W. (Unpublished). Phyllotaxis. A reappraisal of Church's theory.

[662] Roche, C. (1949). Étude phyllotaxique sur *Hedera helix. Rev. Gén. Bot*. **56**: 49–73.

[663] Roche, D. (1970). Manifestations de l'anisocladie hélicoïdale après une variation phyllotaxique provoquée chez la stellaire (*Stellaria media* L. VilL). *Mém. Bull. Soc. Bot. France* **1970**: 205–14.

[664] Roche, D. (1971). Suppression d'une hélice foliaire par action de l'acide phénylborique sur la stellaire (*Stellaria media* L. Vill.). *C. R. Acad. Sci. Paris* **273**: 2522–5.

[665] Rogler, C. E. & Hackett, W. P. (1975). Phase change in *Hedera* helix: Induction of the mature to juvenile phase by gibberellin A_3. *Physiol. Plant*. **34**: 141–7.

[666] Rohrbach, P. (1867). Über Pycnophyllum Remy nebst Bemerkungen über die Blattstellung der Caryophylleen. *Bot. Zeitung (Berlin)* **25**: 297–300.

[667] Romberger, J. A. & Gregory, R. A. (1977). The shoot apical ontogeny of *Picea abies* seedling. III. Some age-related aspects of morphogenesis. *Am. J. Bot*. **64**: 622–30.

[668] Rosen, R. (1960). A quantum-theoretic approach to genetic problems. *Bull. Math. Biophys*. **26**: 227–55.

[669] Rosen, R. (1967). *Optimality Principles in Biology*. London: Butterworth.

[670] Rosen, R. (1972). *Foundations of Mathematical Biology*. New York: Academic Press.

[671] Rosen, R. (1977). The generation and recognition of patterns in biological systems. In *Mathematics and the Life Sciences, Lecture Notes in Biomathematics Series*, ed. S. Levin. New York: Springer-Verlag, pp. 222–341.

[672] Rosen, R. (1978). *Fundamentals of Measurement and Representation of Natural Systems*. New York: North Holland.

[673] Rothen, F. & Koch, A. J. (1989a). Phyllotaxis, or the properties of spiral lattices. I. Shape invariance under compression. *J. Phys. France* **50**: 633–57.

[674] Rothen, F. & Koch, A. J. (1989b). Phyllotaxis, or the properties of spiral lattices. II. Packing of circles along logarithmic spirals. *J. Phys. France* **50**: 1603–21.

[675] Rothen, F. & Pieranski, P. (1986). Les cristaux colloidaux. *La Recherche* **175**(17): 312–21.

[676] Rouse, J. L., Needham, A. & Bursill, L. A. (In press). Phyllotaxis of the sunflower, *Helianthus tuberosus* L. *J. Theor. Biol*.

[677] Rouse Ball, W. W. & Coxeter, H. S. M. (1987). *Mathematical Recreations and Essays*. New York: Dover.

[678] Rozenberg, G. (1976). Bibliography of L-systems. In *Automata, Languages, Development*, eds. A. Lindenmayer & G. Rozenberg. Amsterdam: North Holland, pp. 351–66.

[679] Rozenberg, G. & Lindenmayer, A. (1973). Developmental systems with locally catenative formulas. *Acta Informatica* **2**: 214–48.

[680] Rozenberg, G. & Salomaa, A. (eds.) (1986). *The Book of L*. Berlin: Springer-Verlag.

[681] Runion, E. G. (1972). *The Golden Section and Related Curiosa*. Glenview, Ill.: Scott, Foresman & Co.

[682] Russin, W. A., Clayton, M. K. & Durbin, R. D. (1991). Modelling non-exponential growth of a short cycling plant – *Tagetes erecta* (Asterraceae). *Can. J. Bot*. **69**: 316–20.

[683] Rutishauser, R. (1981). Blattstellung und Sprossentwicklung bei Blütenpflanzen. *Dissertationes Botanicae* **62**. Vaduz: Cramer.

[684] Rutishauser, R. (1982). Der Plastochronquotient als Teil einer quantitativen Blattstellungsanalyse bei Samenpflanzen. *Beitr. Biol. Pflanzen* **57**: 323–57.

[685] Rutishauser, R. (1986). Phyllotactic patterns in phyllodinous acacias (*Acacia* subg. *Heterophyllum*) – promising aspects for systemics. *Bull. Int. Group Study Mimosoideae* **14**: 77–108.

[686] Rutishauser, R. (1989). A dynamic multidisciplinary approach to floral morphology. *Prog. in Botany* **51**: 54–69.

[687] Rutishauser, R. & Sattler, R. (1985). Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations. *Bot. Jahrb. Syst*. **107**(1–4): 415–55.

[688] Rutishauser, R. & Sattler, R. (1987). Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. II. Case study of leaf whorls: *Equisetum* and *Ceratophyllum*. *Bot. Jahrb. Syst*. **109**: 227–55.

[689] Rutishauser, R. & Sattler, R. (1989). Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study on shoot-like leaves and leaf-like shoots in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea* (Lentibulariaceae). *Bot. Jahrb. Syst*. **111**: 121–37.

[690] Ryan, G. W., Rouse, J. L. & Bursill, L. A. (1991). Quantitative analysis of sunflower seed packing. *J. Theor. Biol*. **147**: 303–28.

[691] Sachs, J. (1882). *Text-Book of Botany*, 2nd ed. London & New York: Oxford University Press.

[692] Sachs, T. (1991). *Pattern Formation in Plant Tissues*. Cambridge: Cambridge University Press.

[693] Sakaguchi, S., Hogetsu T. & Hara, N. (1988). Arrangement of cortical microtubules in the shoot apex of *Vinca major* L. *Planta* **175**: 403–11.

[694] Salomaa, A. & Soittola, M. (1978). *Automata-Theoretic Aspects of Formal Power Series*. New York: Springer-Verlag.

[695] Salthe, S. N. (1985). *Evolving Hierarchical Systems – Their Structure and Representation*. New York: Columbia University Press.

[696] Sattler, R. (1966). Towards a more adequate approach to comparative morphology. *Phytomorphomology* **16**: 417–29.

[697] Sattler, R. (1973). *Organogenesis of Flowers*. Toronto: Toronto University Press

[698] Sattler, R. (1974a). A new conception of the shoot of higher plants. *J. Theor. Biol*. **47**: 367–82.

[699] Sattler, R. (1974b). Essentialism in plant morphology. *Proc. 14th Int. Congr. Hist. Sci*. **3**: 464–7.

[700] Sattler, R. (1978a). «Fusion» and «continuity» in floral morphology. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* **36**: 397–405.

[701] Sattler, R. (1978b). What is theoretical plant morphology? In *Theoretical Plant Morphology*, ed. R. Sattler. The Hague: Leiden University Press, pp. 5–20. (Suppl. to *Acta Biotheoretica* **27**).

[702] Sattler, R. (ed.) (1982). *Axioms and Principles of Plant Construction*. The Hague: Nijhoff/Junk.

[703] Sattler, R. (1984). Homology – a continuing challenge. *Syst. Bot*. **9**: 382–94.

[704] Sattler, R. (1986). *Biophilosophy*. New York: Springer-Verlag.

[705] Sattler, R. (1988a). A dynamic multidimensional approach to floral morphology. In *Aspects of Floral Development*, eds. P. Leins, S. C. Tucker & P. K. Endress. Berlin: Cramer, pp. 1–6.

[706] Sattler, R. (1988b). Homeosis in plants. *Am. J. Bot*. **75**: 1606–17.

[707] Sattler, R. (1990). Towards a more dynamic plant morphology. *Acta Biotheor*. **38**: 303–15.

[708] Sattler, R. (1992). Process morphology: Structural dynamics in development and evolution. *Can. J. Bot*. **70**: 708–14.

[709] Sattler, R., Luckert, D. & Rutishauser, R. (1988). Symmetry in plants: Leaf and stipule development in *Acacia longipedunculata. Can. J. Bot*. **66**: 1270–84.

[710] Sattler, R. & Rutishauser, R. (1990). Structural and dynamic descriptions of the development of *Utricularia foliosa* and *U. australis. Can. J. Bot*. **68**: 1989–2003.

[711] Sattler, R. & Rutishauser, R. (1992). Partial homology of pinnate leaves and shoots orientation of leaflet inception. *Bot. Jahrb. Syst*. **114**(1): 61–79.

[712] Sattler, R. & Singh, W. (1978). Floral organogenis of *Echinodorus amazonicus* Rataj and floral construction of the Alismatales. *Bot. J. Linn. Soc*. **77**: 141–56.

[713] Sawada, Y. & Honjo, H. (1986). Mais d'où vient done la forme des dendrites? *La Recherche* **175**(17): 522–4.

[714] Schaffalitzky de Muckadell, M. (1959). Investigations on ageing of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Forstl. Forsgsv. Danm*. **25**: 310–455.

[715] Schaffner, J. H. (1926). The change of opposite to alternate phyllotaxy and repeated rejuvenations in hemp by means of photoperidocity. *Ecology* **7**: 315–25.

[716] Schaffner, J. H. (1927). Spiral shoots of *Equisetum. Am. Fern J*. **17**: 43–7.

[717] Schaffner, J. H. (1938). Spiral systems in the vascular plants. *Bull. Torrey Bot. Club* **65**(8): 507–29.

[718] Schimper, C. F. (1830). Beschreibung des Symphytum Zeyheri und seiner zwei deutschen Verwandten der S. *Bulborum* Schimp. und S. *tuberosum* Jacq. *Geiger's Mag. für Pharm*. **29**: 1–92.

[719] Schimper, C. F. (1836). Geometrische Anordnung der um eine Axe periferischen Blattgebilde. *Verhandl. Schez. Naturf. Ges*. **21**: 113–17.

[720] Schmidt, B. L. & Millington, W. F. (1968). Regulation of leaf shape in *Proserpinaca palustris. Bull. Torrey Bot. Club* **95**: 264–86.

[721] Schmucker, T. (1933). Zur Entwicklungsphysiologie der schraubigen Blattstellung. *Planta* **19**: 139–53.

[722] Schneiter, A. A. & Miller, J. F. (1981). Description of sunflower growth stages. *Crop Science* **21**: 901–3.

[723] Scholz, H. J. (1985). Phyllotactic iterations. *Ber. Bunsenges Phys. Chem*. **89**: 699–703.

[724] Schoute, J. C. (1913). Beitrage zur Blattstellunglehre. I. Die Theorie. *Rec. Trav. Bot. Néerl*. **10**: 153–339.

[725] Schoute, J. C. (1935). Note on some properties of decussate foliage leaves which are connected with space-filling in the bud. *Rec. Trav. Bot. Néerl*. **32**: 317–22.

[726] Schoute, J. C. (1936). On whorled phyllotaxis. III. True and false whorls. *Rev. Trav. Bot. Néerl*. **33**: 670–87.

[727] Schoute, J. C. (1938). On whorled phyllotaxis. IV. Early binding whorls. *Rec. Trav. Bot. Néerl*. **35**: 415–558.

[728] Schrödinger, E. (1962). *What is Life*? Cambridge: Cambridge University Press.

[729] Schuepp, O. (1921). Zur Theorie der Blattstellung. *Ber. Deutsch. Got. Ges*. **39**: 249–57. Schuepp, O. (1934). Untersuchungen und Konstruktionen zur Theorie der zweizeilig dorsiventralen Blattstellung. *Jahrb. Wiss. Bot*. **80**: 36–73.

[730] Schuepp, O. (1936). Konstruktionen zur Theorie der schiefen Quirle. Modelle zur Blattstellungstheorie. *Jahrb. Wiss. Bot*. **82**: 555–80.

[731] Schuepp, O. (1946). Geometrische Betrachtungen über Wachstum und Formwechsel. *Ber. Schweiz. Bot. Ges*. **56**: 629–55. Schuepp, O. (1959). Konstruktionen zur Theorie der Blattstellung. *Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges*. **82**: 592–629.

[732] Schuepp, O. (1963). Mathematisches und Botanisches über Allometrie. *Verhandl. Naturf. Ges. Basel* **74**: 69–105.

[733] Schuepp, O. (1966). *Meristeme*. Basel & Stuttgart: Birkhäuser-Verlag.

[734] Schuepp, O. (1969). Morphological concepts: Their meaning in the ideal morphology and a comparative ontogeny. *Amer. J. Bot*. **56**: 799–804.

[735] Schuster, H. G. (1984). *Deterministic Chaos. An Introduction*. Weinheim: Physic-Verlag.

[736] Schwabe, W. W. (1958). Some effects of environment and hormone treatment on reproductive morphogenesis in the *Chrysanthemum. J. Linn. Soc. Lond*. **56**: 254–61.

[737] Schwabe, W. W. (1963). Morphogenetic responses to climate. In *Environmental Control of Plant Growth*, ed. L. T. Evans. New York: Academic Press, pp. 311–36.

[738] Schwabe, W. W. (1971). Chemical modification of phyllotaxis and its implication. In *Control Mechanisms of Growth and Differentiation*, eds. D. C. Davis & M. Balls. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 301–22. (*Symp. Soc. Exp. Biol*. **25**.)

[739] Schwabe, W. W. (1979). Organogenesis at the plant apex with special reference to the transition to flowering. *British P. Growth Reg. Group, Monograph* **3**: 75–86.

[740] Schwabe, W. W. (1984). Phyllotaxis. In *Positional Control in Plant Development*, eds. P. W. Barlow & D. J. Carr. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 403–40.

[741] Schwabe, W. W. & Clewer, A. G. (1984). Phyllotaxis – a simple computer model based on the theory of a polarly-translocated inhibitor. *J. Theor. Biol*. **109**: 595–619.

[742] Schwendener, S. (1878). *Mechanische Theorie der Blattstellungen*. Leipzig: Engelmann.

[743] Schwendener, S. (1883). Zur Theorie der Blattstellungen. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Berl*, pp. 741–73.

[744] Schwendener, S. (1909). *Theorie der Blattstellungen, Mechanische Probleme der Botanik*. Leipzig: Englemann.

[745] Selvam, M. A. (1990a). A cell dynamical system model for turbulent shear flows in the planetary atmospheric boundary layer. *Proc. Ninth Symp. on Turbulence and Diffusion*, May 1990, Roskilde, Denmark. Pub. Am. Meteorological Soc, Boston, Mass., pp. 262–5.

[746] Selvam, M. A. (1990b). Deterministic chaos, fractals and quantum-like mechanics in atmospheric flows. *Can. J. Physics* **68**: 831–41.

[747] Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J*. **27**: 379–656.

[748] Shannon, C. E. & Weaver, N. (1967). *The Mathematical Theory of Communication*, 11th ed. Urbana: University of Illinois Press.

[749] Shao, S. (1988). Fuzzy self-organizing controller and its application for dynamic processes. *Fuzzy Sets and Systems* **26**: 151–64.

[750] Sharp, W. E. (1971). An analysis of the laws of stream order for Fibonacci drainage patterns. *Water Resources Research* **7**(6): 1548–57.

[751] Sharp, W. E. (1972). Fibonacci drainage patterns. *Fib. Q*. **10**: 643–55.

[752] Shaver, D. L. (1967). Decussate phyllotaxy in maize. *Maize Genet. Coop. News Letter* **41**: 33–4.

[753] Shool, D. A. (1954). Regularities in growth curves, including rhythm and allometry. In *Dynamics of Growth Processes*, ed. J. E. Boel. Princeton, N.J.: Princeton University Press, pp. 224–41.

[754] Sifton, H. W. (1944). Developmental morphology of vascular plant growth. *New Phytol*. **43**: 87–129.

[755] Silk, K. W. & Erickson, R. O. (1979). Kinematics of plant growth. *J. Theor. Biol*. **76**: 481–501.

[756] Simon, H. A. (1962). The architecture of complexity. *Proc. Am. Phil. Soc*. **106**: 467–82.

[757] Simon, H. A. (1977). *Models of Discovery*. Boston: Reidel.

[758] Simpson, G. G. (1967). *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press.

[759] Sinnott, E. W. (1960). *Plant Morphogenesis*. New York: McGraw-Hill.

[760] Sinnott, E. W. (1966). The geometry of life. In *Trends in Plant Morphogenesis*, ed. E. G. Cutter. London: Longmans, pp. 88–93.

[761] Skipworth, J. P. (1962). The primary vascular system and phyllotaxis in *Hectorella caespitosa* Hook f. *New Zealand J. of Science* **5**: 253–8.

[762] Slover, J. de (1958). Le sens longitudinal de la différentiation du procambium, du xylène et du phloème chez *Coleus, Ligustrum Anagallis et Taxus. La Cellule* **59**: 55–202.

[763] Smith, A. R. (1984). Plants, fractals, and formal languages. *Computer Graphics* **18**(3): 1–10.

[764] Smith, B. W. (1941). The phyllotaxis of *Costus*, from the standpoint of development. *Proc. Leeds Phil. Soc*. **4**: 42–63.

[765] Smith, R. (1980). Rethinking allometry. *J. Theor. Biol*. **87**: 97–111.

[766] Snow, M. (1955). Spirodistichy re-interpreted. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **239B**: 45–88.

[767] Snow, M. & Snow, R. (1931). Experiments on phyllotaxis. I. The effect of isolating a primordium. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **221B**: 1–43.

[768] Snow, M. & Snow, R. (1933). Experiments on phyllotaxis. II. The effect of displacing a primordium. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **222B**: 353–400.

[769] Snow, M. & Snow, R. (1934). The interpretation of phyllotaxis. *Biol. Rev., Cambridge Phil. Soc*. **9**: 132–7.

[770] Snow, M. & Snow, R. (1935). Experiments on phyllotaxis. III. Diagonal splits through decussate apices. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **225B**: 63–94.

[771] Snow, M. & Snow, R. (1937). Auxin and leaf formation. *New Phytol*. **36**: 1–18.

[772] Snow, M. & Snow, R. (1947–1948). On the determination of leaves. *New Phytol*. **46**: 5–19; *Soc. Exp. Biol. Symp*. **2**: 263–75.

[773] Snow, M. & Snow, R. (1952). Minimum areas and leaf determination. *Proc. Roy. Soc. London* **139B**: 545–66.

[774] Snow, M. & Snow, R. (1956). Regulation of sizes of leaf primordia by growing-point of stem apex. *Proc. Roy. Soc. London* **144B**: 222–9.

[775] Snow, M. & Snow, R. (1959). Regulation of sizes of leaf primordia by older leaves. *Proc. Roy. Soc. London* **151B**: 39–47.

[776] Snow, M. & Snow, R. (1962). A theory of the regulation of phyllotaxis based on *Lupinus albus. Phil. Trans. Roy. Soc. London* **244B**: 483–513.

[777] Snow, R. (1942). Further experiments on whorled phyllotaxis. *New Phytol*. **41**: 108–24.

[778] Snow, R. (1948). A new theory of leaf formation. *Nature* **162**: 798.

[779] Snow, R. (1949). A new theory of phyllotaxis. *Nature* **163**: 332.

[780] Snow, R. (1951). Experiments on bijugate apices. *Phil. Trans Roy. Soc. London* **235B**: 291–310.

[781] Snow, R. (1952). On the shoot apex and phyllotaxis of *Costus. New Phytol*. **51**: 359–63.

[782] Snow, R. (1954). Phyllotaxis of flowering teasels. *New Phytol*. **53**: 99–107.

[783] Snow, R. (1955). Problems of phyllotaxis and leaf determination. *Endeavour* **14**: 190–9.

[784] Snow, R. (1958). Phyllotaxis of *Kniphofia* and *Lilium candidum. New Phytol*. **57**: 160–7.

[785] Snow, R. (1965). The causes of the bud eccentricity and the large divergence angles between leaves in Cucurbitaceae. *Philos. Trans., Ser. B*. **250**: 53–77.

[786] Sober, E. (1984). *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

[787] Soberon, J. M. & Delrio, M. C. (1981). The dynamics of a plant-pollinator interaction. *J. Theor. Biol*. **91**: 363–78.

[788] Soma, K. (1958). Morphogenesis in the shoot apex of *Euphorbia lathyris* L. *J. Fac. Sci. U. Tokyo III* **7**: 199–256.

[789] Steeves, T. A., Hicks, M. A., Taylor, J. M. & Rennie, P. (1969). Analytical studies on the shoot apex of *Helianthus annuus. Can. J. Bot*. **47**: 1367–75.

[790] Steeves, T. A. & Sussex, I. M. (1989). *Patterns in Plant Development*, 2nd ed. New York: Cambridge University Press.

[791] Stein, K. (1982). Kawaguchi's spirals. *OMNI* **5**(2): 110–15.

[792] Steinhaus, H. (1960). *Mathematical Snapshots*. New York: Oxford University Press.

[793] Sterling, C. (1945). Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb) Endl. II. Vascular development in relation to phyllotaxis. *Am. J. Bot*. **32**: 380–6.

[794] Stevens, P. S. (1974). *Patterns in Nature*. Boston: Little, Brown & Co. (French edition by Seuil, Paris, under the title *Les Formes dans la Nature*, 1978.)

[795] Stevens, P. S. (1980). *Handbook of Regular Patterns*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

[796] Steward, F. C. (1968). *Growth and Organization in Plants*. London: Addison-Wesley.

[797] Stewart, B. M. (1966). *Theory of Numbers*, 2nd ed. New York: Macmillan.

[798] Stewart, W. N. (1964). An upward outlook in plant morphology. *Phytomorphology* **14**: 120–34.

[799] Stoll, R. R. (1952). *Linear Algebra and Matrix Theory*. New York: McGraw-Hill.

[800] Sweet, S. S. (1980). Allometric inference in morphology. *Am. Zool*. **20**: 643–52.

[801] Sykes, Z. M. (1969). On discrete stable population theory. *Biometrics* **25**: 285–93.

[802] Szabo, Z. (1930). A Dipsacaceak Viragzatanak Fejlodestani Ertelmezese (Entwicklungsgeschichtliche Deutung des Blutenstandes der Dipsacaceen). *A Szent Istvan Akademia Mennyisegtan Tereszettudomanyi Osztalyanak Felolvasasai* **2**: 3–72.

[803] Szilard, R. (1974). *Theory and Analysis of Plants. Classical and Numerical Methods*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

[804] Tait, P. G. (1872). On phyllotaxis. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* **7**: 391–4.

[805] Tavcar, A. (1941). The inheritance of the number and position of the leaves of *Zea mays* L. *Bull. Int. Acad. Yougoslave Sci., Cl. Sci. Math*. **34**: 1–90.

[806] Taylor, A. (1967). *Introduction to Functional Analysis*. New York: Wiley.

[807] Tennekone, K., Dayatilaka, R. K. D. & Ariyaratne, S. (1982). Right-left symmetry in phyllotaxy and imbrication of flowers of *Hibiscus furcartus* L. *Ann. Bot. (London)* **50**: 397–400.

[808] Teissier, G. (1948). La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics* **4**: 14–53.

[809] Thom, R. (1975). *Structural Stability and Morphogenesis*. Reading, Mass.: Benjamin.

[810] Thomas, R. L. (1975). Orthostichy, parastichy and plastochrone ratio in a central theory of phyllotaxis. *Ann. Bot*. **39**: 455–89.

[811] Thomas, R. L. & Cannell, M. R. (1980). The generative spiral in phyllotaxis theory. *Ann. Bot*. **45**: 237–49.

[812] Thomas, R. L., Chan, K. W. & Easau, P. T. (1969). Phyllotaxis in the oil palm: Arrangement of fronds on the trunk of mature palms. *Ann. Bot. (London)* **33**: 1001–8.

[813] Thomas, R. L., Chan, K. W. & Ng, S. C. (1970). Phyllotaxis in the oil palm: Arrangement of male/female spikelets on the inflorescence stalk. *Ann. Bot. (London)* **34**: 93–105.

[814] Thomas, R. L., Ng, S. C. & Wong, C. C. (1970). Phyllotaxis in the oil palm: Arrangement of male/female florets along the spikelets. *Ann. Bot*. **34**: 107–15.

[815] Thompson, D. W. (1917). *On Growth and Form*. Cambridge: Cambridge University Press. (Reprinted in 1942 and 1968; abridged edition by J. T. Bonner, 1971.)

[816] Thompson, K. S. (1984). Reductionism and other isms in biology. *Am. Sci*. **72**: 388–90.

[817] Thornley, J. H. M. (1975a). Phyllotaxis. I: A mechanistic model. *Ann. Bot. (London)* **39**: 491–507.

[818] Thornley, J. H. M. (1975b). Phyllotaxis. II: A description in terms of intersecting logarithmic spirals. *Ann. Bot*. **39**: 509–24.

[819] Thornley, J. H. M. (1976). *Mathematical Models in Plant Physiology*. New York: Academic Press.

[820] Thornley, J. H. M. (1977). A model of apical bifurcation applicable to trees and other organisms. *J. Theor. Biol*. **64**: 165–76.

[821] Thornley, J. H. M. & Cockshull, K. E. (1980). A catastrophe model for the switch from vegetative to reproductive growth in the shoot apex. *Ann. Bot*. **46**: 333–41.

[822] Thornley, J. H. M. & Johnson, I. R. (1990). *Plant and Crop Modelling*. Oxford: Clarendon Press.

[823] Thrall, R. M., Mortimer, J. A., Rebman, K. R. & Baum, R. F. (eds.) (1967). *Some Mathematical Models in Biology*, Rep. #40241-R-7, University of Michigan Press.

[824] Tieghem, P. van (1874). Remarques sur la disposition des feuilles dites opposées et verticillées. *Bull. Soc. Bot. France* **21**: 360–3.

[825] Ting, T. (1963). Translocation of assimilates of leaf of main stem in relation to the phyllotaxis in cotton plant. *Acta. Biol. Exp. Sin*. **8**: 656–63.

[826] Tomlinson, P. B. (1982). Change and design in the construction of plants. *Acta Biotheor*. **31A**: 162–83.

[827] Tomlinson, P. B. & Wheat, D. W. (1979). Bijugate phyllotaxis in Rhizophoreae. *Bot. J. Linn. Soc*. **78**: 317–21.

[828] Tort, M. (1969). Modifications phyllotaxiques provoquées par des traitements thermiques et par l'acide gibbérellique chez le crosne du Japon, *Stachys sieboldii* Miq. *Mém. Bull. Soc. Bot. Fr*. **1969**: 179–95.

[829] Tort, M. & Loiseau, J. E. (1967). Modifications phyllotaxiques provoquées chez le *Phlox Drumondii* Hook. (nouvelles observations). *Mém. Bull. Soc. Bot. Fr*. **1967**: 31–49.

[830] Troll, W. (1937). *Vergleichende Morphologie der hoheren Pflanzen Vegetations-Organe*, vol. 1. Berlin: Borntraeger.

[831] Troll, W. (1938). Über die zerstreute Blattstellung bei den Dikotylen. *Chron. Bot*. **4**: 39–40.

[832] Trucco, E. (1956a). A note on the information content of graphs. *Bull. Math. Biophys*. **18**: 129–35.

[833] Trucco, E. (1956b). On the information content of graphs: Compound symbols; different states for each point. *Bull. Math. Biophys*. **18**: 237–53.

[834] Truemper, K. (1978). Algebraic characterizations of unimodal matrices. *SIAM J. Appl. Math*. **35**: 328–32.

[835] Tucker, S. C. (1961). Phyllotaxis and vascular organization of the carples in *Michelia fuscata. Am. J. Bot*. **48**: 60–71.

[836] Tucker, S. C. (1962). Ontogeny and phyllotaxis of the terminal vegetative shoots of *Michelia fuscata. Am. J. Bot*. **49**: 722–37.

[837] Tucker, S. C. (1990). Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *Am. J. Bot*. **77**: 750–61.

[838] Turing, A. M. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. (London)* **B237**: 37–52.

[839] Varga, R. S. (1962). *Matrix Iterative Analysis*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

[840] Veen, A. H. (1973). A computer model for phyllotaxis based on diffusion of an inhibitor on a cylindrical surface. Part of a thesis presented to the Moore School of Electrical Engineering, University of Pennsylvania, Philadelphia.

[841] Veen, A. H. & Lindenmayer, A. (1977). Diffusion mechanism for phyllotaxis, theoretical, physico-chemical and computer study. *Plant Physiol*. **60**: 127–39.

[842] Veh, R. von (1931) Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. *Flora* **125**: 83–154.

[843] Velenovsky, J. (1905). *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. Prague.

[844] Vieth, J. (1963). Étude de quelques inflorescences anormales de scabieuses. *Mem. Bull. Soc. Bot. Fr*., pp. 36–45.

[845] Vieth, J. (1964). Le capitule de *Dipsacus* représente-t-il un système bijugué? *Mem. Bull. Soc. Bot. Fr*., pp. 38–47.

[846] Vieth, J. (1965). Étude morphologique et anatomique de morphoses induites par voie chimique sur quelques dipsacacées. Doctor of Science Thesis, University of Dijon.

[847] Vieth, J. (1971). Persistance de quelques chimiomorphoses induites sur *Dipsacus silvestris* Mill. *Ann. ACFAS* **38**: 36.

[848] Vieth, J. & Arnal, C. (1961). Signification de quelques aberrations phyllotaxiques induites chez les dipsacaées. *Bull. Soc. Bot. Fr*. **108**: 92–101.

[849] Vincent, J. R. & Tomlinson, P. B. (1983). Architecture and phyllotaxis of *Anisophyllea disticha* (Rhizophoraceae). *Gard. Bull. Sing*. **36**: 3–18.

[850] Vinogradov, I. M. (1954). *Elements of Number Theory*. New York: Dover.

[851] Vitanyi, P. M. B. (1980). *Lindenmayer Systems: Structure, Languages and Growth Functions*. Amsterdam: Math. Center Tracts.

[852] Voeller, B. R. & Cutter, E. G. (1959). Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXXVIII. Some observations in spiral and bijugate phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot. (N.S.)* **23**: 391–6.

[853] Vogel, H. (1979). A better way to construct the sunflower head. *Math. Biosci*. **44**: 179–89.

[854] Vogel, T. (1956). *Physique Mathématique Classique*. Paris: Colin.

[855] Waddington, C. H. (ed.) (1968–1972). *Towards a Theoretical Biology*. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 1–4.

[856] Waldrop, M. M. (1992). Artificial life's rich harvest. *Science* **257**: 1040–2.

[857] Wardlaw, C. W. (1949a). Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XIV. Leaf formation and phyllotaxis in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot. (N.S.)* **13**: 164–98.

[858] Wardlaw, C. W. (1949b). Phyllotaxis and organogenesis in ferns. *Nature* **164**: 167–9.

[859] Wardlaw, C. W. (1949c). Experiments on organogenesis in ferns. *Growth* (suppl.) **13**: 93–131.

[860] Wardlaw, C. W. (1952). *Phytogeny and Morphogenesis*. London: Macmillan.

[861] Wardlaw, C. W. (1955). Evidence relating to the diffusion-reaction theory of morphogenesis. *New Phytol*. **54**: 39–48.

[862] Wardlaw, C. W. (1956). The inception of leaf primordia. In *The Growth of Leaves*, ed. F. L. Milthorpe. London: Butterworths, pp. 53–65.

[863] Wardlaw, C. W. (1957). On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants. *Am. J. Bot*. **44**: 176–85.

[864] Wardlaw, C. W. (1963). Experimental investigations of floral morphogenesis in *Petasites hybridus. Nature* **198**: 560–1.

[865] Wardlaw, C. W. (1965a). *Organization and Evolution in Plants*. London: Longman.

[866] Wardlaw, C. W. (1965b). The organization of the shoot apex. In *Encyclopedia Of Plant Physiology*, vol. I, 15, ed. W. Ruhland. New York: Springer-Verlag, pp. 424–42, 443–51, 966–1076.

[867] Wardlaw, C. W. (1966). Leaves and buds: Mechanisms of local induction in plant growth. In *Cell Differentiation and Morphogenesis*. Amsterdam: North Holland, pp. 96–119.

[868] Wardlaw, C. W. (1968a). *Morphogenesis in Plants. A Comparative Study*. London: Methuen.

[869] Wardlaw, C. W. (1968b). *Essays on Form in Plants*. Manchester: Manchester University Press.

[870] Wardlaw, C. W. (1970). *Cellular Differentiation in Plants and Other Essays*. Manchester: Manchester University Press.

[871] Wardlaw, C. W. & Cutter, E. G. (1956). Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXXI. The effect of shallow incisions on organogenesis in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot*. **20**: 39–57.

[872] Wareing, P. F. & Phillips, I. D. J. (1978). *The Control of Growth and Differentiation in Plants*. New York: Pergamon Press.

[873] Warfield, J. N. (1987). Thinking about systems. *Syst. Res*. **4**(1): 227–34.

[874] Waterman, T. H. (1968). Systems theory and biology – view of a biologist. In *Systems Theory and Biology*, ed. M. D. Mesarovic. New York: Springer-Verlag, pp. 1–37.

[875] Waterman, T. H. & Morowitz, H. J. (eds.) (1965). *Theoretical and Mathematical Biology*. New York: Blaisdel.

[876] Watson, M. A. & Casper, B. B. (1984). Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst*. **15**: 233–58.

[877] Weber, D. F. & Weatherwax, P. C. (1966). A plant with opposite leaves. *Maize Genet. Coop. News Letter* **40**: 49.

[878] Weisse, A. (1894). Neue Beitrage zur mechanischen Blattstellunglehre. *Jahrb. Wiss. Bot*. **26**: 236–94.

[879] Weisse, A. (1897). Die Zahl der Randbluthen an Compositenkopfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernahrung. *Jahrb. Wiss. Bot*. **30**: 453–83.

[880] Weisse, A. (1904). Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stamin-Succulenten. *Jahrb. Wiss. Bot*. **34**: 343–423.

[881] Weisse, A. (1935). Zur Frage der spiraligen Blattstellungen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges*. **53**: 438–65.

[882] West, B. J. & Goldberger, A. L. (1987). Physiology in fractal dimensions. *Am. Sci*. **75**: 354–65.

[883] Wetmore, R. H. (1943). Leaf stem relationship in the vascular plants. *Torreya* **43**: 16–28.

[884] Wetmore, R. H. (1956). Growth and development in the shoot system of plants. *Soc. Dev. Growth. Symp*. **14**: 173–90.

[885] Weyl, H. (1952). *Symmetry*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.

[886] Whaley, G. W. (1961). Growth as a general process. In *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 14, ed. W. Ruhland. New York: Springer-Verlag, pp. 71–112.

[887] White, A. T. (1973). *Graphs, Groups and Surface*. Amsterdam: North-Holland.

[888] Whitehead, A. N. (1925). *The Principles of Natural Knowledge*. Cambridge: Cambridge University Press.

[889] Whyte, L. L., Wilson, A. G. & Wilson, D. (eds.) (1969). *Hierarchical Structures*. New York: American Elsevier.

[890] Wicken, J. S. (1988). Thermodynamics, evolution, and emergence: Ingredients for a new synthesis. In *Entropy, Information, and Evolution, New Perspectives on Physical and Biological Evolutions*, eds. B. H. Weber, D. J. Depew & J. D. Smith. Cambridge, Mass.: MIT Press, pp. 139–69.

[891] Wicks, K. (1992). Spiral-based self-similar sets. In *Spiral Symmetry*, eds. I. Hargittai & C. A. Pickover. Singapore: World Scientific, pp. 107–21.

[892] Wiener, N. (1948). *Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine*. Paris: Hermann et Cie.

[893] Wiesner, J. (1907). *Der Lichtgenuss der Pflanzen*. Leipzig: Engelmann.

[894] Williams, R. F. (1975). *The Shoot Apex and Leaf Growth: A Study in Quantitative Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.

[895] Williams, R. F. & Brittain, E. G. (1984). A geometrical model of phyllotaxis. *Austr. J. Bot*. **32**: 43–72.

[896] Williams, R. F. & Metcalf, R. A. (1985). The genesis of form in Casuarinaceae. *Aust. J. Bot*. **33**: 563–78.

[897] Willis, J. C. (1973). *A Dictionary of Flowering Plants and Ferns*, 8th ed. Revised by H. K. Airy-Shaw. Cambridge: Cambridge University Press.

[898] Wilson, C. L. (1953). The telome theory. *Bot. Rev*. **19**: 417–37.

[899] Winfree, A. T. (1980). *The Geometry of Biological Time*. New York: Springer-Verlag.

[900] Winkler, H. (1901). Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. I. *Jahrb. Wiss. Bot*. **36**: 1–79.

[901] Winkler, H. (1903). Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. II. *Jahrb. Wiss. Bot*. **38**: 501–44.

[902] Wolpert, L. (1971). Positional information and pattern formation. *Curr. Topics Develop. Biol*. **6**: 183–224.

[903] Woodger, J. H. (1967). *Biological Principles*. New York: Humanities Press. (Reissued with a new introduction.)

[904] Wright, C. (1873). On the uses and origin of the arrangements of leaves in plants. *Mem. Am. Acad. Arts Sci*. **9**: 379–415.

[905] XuDong, F. & Bursill, L. A. (In press). Spiral packing of contact discs with logarithmic growth laws. *Modern Phys. Letters B*.

[906] XuDong, F., Bursill, L. A. & JuLin, P. (1988). Fourier transforms and structural analysis of spiral lattices. *Int. J. Modern Phys. B* **2**(1): 131–46.

[907] XuDong, F., Bursill, L. A. & JuLin, P. (1989). Packing of equal discs on a parabolic spiral lattice. *Modern Phys. Letters B* **3**(2): 119–24.

[908] XuDong, F., JuLin, P. & Bursill, L. A. (1988). Algorithm for the determination of spiral lattice chirality. *Int. J. Modern Phys. Letters B* **2**(1): 121–9.

[909] Yanofsky, M. F., Ma, H., Bowman, J. L., Drews, G. N., Feldman, K. A. & Meyerowitz, E. M. (1990). The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature* **346**: 35–9.

[910] Yegappan. T. M., Paton, D. M., Gates, C. T. & Mueller, W. J. (1980). Water stress in sunflower (*Helianthus annuus*, L.). I. Effect on plant development. *Ann. Bot. (London)* **46**: 61–70.

[911] Young, D. A. (1978). On the diffusion theory of phyllotaxis. *J. Theor. Biol*. **71**: 421–32.

[912] Young, D. A. (1987). Some thoughts on phyllotaxis. *Mathematical Modelling* **8**: 729. (*Proc. 1st Int. Symp. on Phyllotaxis, U. of Berkeley*, July 1985; pp. 729–61 of *Proc. 5th Int. Conf. on Math. Modelling in Sci. and Tech*.)

[913] Young, D. A. & Corey, E. M. (1990). Lattice models of biological growth. *Technical Paper*, Lawrence Livermore Nat. Lab., University of California, Livermore.

[914] Zagorska-Marek, B. (1985). Phyllotactic patterns and transitions in *Abies balsamea. Can. J. Bot*. **63**: 1844–54.

[915] Zagorska-Marek, B. (1987). Phyllotaxis triangular unit; phyllotactic transitions as the consequences of the apical wedge disclinations in a crystal-like pattern of the units. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **56**(2): 229–55.

[916] Zhitkov, V. S. (1983). Size of leaf base as a criterion of classification of the forms of phyllotaxis and of metamerism pattern of the shoot of flowering plants. *J. Obchtch. Biol*. **44**(6): 802–22. (In Russian, with English summary.)

[917] Zimmermann, W. (1953). Main results of the telome theory. *Paleobotanist* **1**: 456–70.

[918] Zimmermann, W. (1959). *Die Phylogenie des Pflanzen*, 2nd ed. Stuttgart: Fischer.

Именной указатель

Абдульнур С. Ф. 253
Адлер И. 25, 53, 54, 59, 68, 70, 140, 148, 153, 156, 166, 225, 236, 237, 239, 295, 307, 329, 347, 348, 352, 356, 366, 368
Аллард Г. А. 40
Аристотель 281
Арияратна С. 40
Арнал Ч. 198

Бакстер Д. Р. 199
Барабе Д. 159, 209, 211–213, 349
Бард Ж. 377
Барлоу П. У. 165, 302, 314
Барлоу П. У. 84
Барнсли М. Ф. 91
Барток Б. 272
Бек Ч. Б. 183
Бердинг Ч. 375, 377
Бердишев А. П. 93, 99
Бердишев А. П. 345
Беррилл Н. Д. 249
Бертран Ш. 213
Боднар О. И. 380
Бозе Т. К. 185, 187
Болле Ф. 22, 29, 52, 70–75, 92, 93, 149, 245, 324, 326, 333
Больцман Л. 159
Бом Д. 312
Бонне Ш. 20, 298
Бравэ Л. и Бравэ О. 5, 20, 29, 36, 39, 40, 47, 49, 53, 54, 56, 65–67, 146, 173, 204, 221, 247, 267, 309, 321, 322, 329, 330, 335–337, 350, 357
Браун А. 20, 52, 53, 146, 180, 186, 187
Бриер Ш. 378
Бриллюэн Л. 158, 159
Бриттэйн Э. Г. 26, 108, 319, 361, 364
Бриттэйн Э. Г. 361, 362
Бруйе Л. 213
Брукс Д. Р. 313
Бруссо А. 42, 181, 189
Брютер Ш. 160
Бурсилл Л. А. 40, 94, 109, 235, 263, 283, 349, 350
Бурсилл Л. А. 96

Вальден Д. Б. 176, 198
Варга Р. С. 370
Вебер Б. 290
Вин А. Х. 153, 248, 293, 307
Винер Н. 158
Винчи Л. да 20, 29, 298
Виснер Ж. 19
Вит И. 18
Витаний П. М. Б. 370
Вогель Г. 220, 266
Вогт А. 373
Ври И. де 212, 213
Вьет Ж. 70, 72, 73, 92, 186, 198, 209, 211–213, 349

Ганкел Д. Е. 80

Гантмахер Ф. Р. 370
Гауквелин М. 164
Гете И. В. фон 29
Гирер А. 215, 375–378
Голдберг С. 371
Гомес-Кампо К. 40, 198
Гофмейстер В. 63, 186, 205, 206, 213, 294, 306, 307, 323, 324, 361
Гоэбл К. 165
Грегори Р. А. 40, 183
Грейсон Р. И. 176, 198
Грин П. Б. 26, 153, 159, 165, 166, 199, 200, 209, 283, 295, 296, 301
Гудал Ч. Р. 54, 284, 380
Гудвин Б. 378

Дали С. 272
Дарваш Г. 47
Делатр П. 304
Дельпино Ф. 186, 187, 189
Денффер Д. фон 75, 78, 90, 251, 276, 282
Депью Д. 290
Джан Р. В. 24, 25, 29, 42, 53, 54, 58, 93, 103, 105, 109, 112–114, 129, 156, 159, 213, 221, 234, 248, 325, 332, 344, 349, 352, 370, 373, 374, 379
Джан Р. В. 116, 118, 120, 211, 259
Джезутасан С. 165, 296
Дженсен Л. Ч. У. 80
Дженсен Л. Ч. У. 81
Джонсон И. Р. 25, 99
Диксон Р. 220, 222
Дирихле Ж. 224
Дональд Ч. М. 176
Дормер К. Д. 103
Дуэди С. 26, 160, 306–308
Дэвис П. А. 140
Дэйатилака Р. К. Д. 40
Дэйвис Б. 33
Дэйвис Т. А 40, 93, 185, 187, 189

Жиролами Г. 80

Загорска-Марек Б. 143, 145, 182, 188, 200, 260, 262, 264
Зальте С. Н. 285, 312

Имай Й. 40
Итерсон Г. ван 24, 124, 125, 130, 131, 133, 247, 248, 252, 307
Ишида Й. 262
Ияма С. 262

Калл П. 373
Камин Л. Ж. 287
Каплан Д. Р. 297
Каппрафф Й. 25, 53, 223, 224, 233, 248, 329, 352
Карр Д. Д. 54, 294
Каспер Б. Б. 85
Кассет Г. 76
Каттер Е. Г. 24, 295
Кеймфорт Г. 179, 180, 294
Кендрю Д. Ч. 255
Кеплер И. 20
Килмер В. Л. 93, 99
Килмер В. Л. 100
Кинг Ч. Э. 126, 127
Кирхофф Б. К. 216, 217
Клаг А. 254
Клейн Ф. 357
Клос М. Д. 72
Клуэр А. Г. 26, 153, 293, 295
Кнут Д. Е. 223
Коксетер Г. С. М. 19, 25, 30, 53, 109, 221, 267, 329, 352
Коксетер Г. С. М. 109

Кокшалл К. Е. 119
Комай Т. 250
Кордеро Р. Е. 118, 198
Кори Р. Б. 253
Корнер Е. Д. Г. 76, 77, 79, 201, 203
Коудер Й. 26, 160, 306–308
Кох А. И. 53, 224, 247, 248, 267, 307, 329
Кох А. И. 226, 227
Крафтс А. С. 146, 148, 181
Крик Ф. Г. Ч. 256, 257, 259, 358
Крик Ф. Г. Ч. 257, 259
Кронкуист А. 179
Кубицки К. 201
Кук Т. А. 19, 310
Кумазава М. и Кумазава М. 165

Лак Ж. 297, 374
Лак Х. Б. 297
Лакалли Т. К. 377
Лаки К. 254, 256, 257
Лакруа К. 294
Ламбер Д. М. 290
Ларсон П. Р. 53, 80, 82, 153, 296, 298
Ларсон П. Р. 82
Лаудер И. 377
Лауффер М. А. 254
Лебегу И. Л. 158
Левек В. Ж. 329, 354
Левитов Л. С. 160, 268, 307, 309
Левонтин Р. К. 287
Лейнс П. 293
Леман Н. Л. 218
Ленингер А. Л. 300
Леппик Е. Е. 286
Лесли Д. 176, 373
Лестибудуа М. Т. 20, 22, 52, 53, 71, 75, 93, 149, 324, 333
Лестибудуа М. Т. 70, 71
Ли Э. Д. 298
Лима-де-Фария А. 23, 246, 272, 274, 279, 282, 288, 289, 291, 310
Линден Ф. ван дер 85–87, 94, 263, 283
Линденмайер А. 21, 91, 153, 198, 218, 222, 248, 293, 307, 373, 374
Линдон Р. Ф. 119, 128, 129
Луазо Ж. Э. 40, 294
Люка Э. 41–43, 45, 50, 51, 59, 69, 75, 94, 96, 111, 112, 121, 142, 172, 179, 215, 258, 324, 326, 329, 338, 339, 346, 347

Макинтайр Г. И. 299
Маккаллок У. С. 93, 99, 101
Маккаллок У. С. 100
Маккарди Э. 298
Маккей А. Л. 325, 326
Мако Д. 285
Максвелл И. К. 269
Максимович Р. 114, 120, 132–136, 138, 141, 198, 248, 307
Мандельброт Б. Б. 91
Марвин Д. А. 259, 260
Марвин Д. А. 261
Марзек К. 25, 53, 94, 153, 156, 159, 223, 224, 231, 233–236, 242, 248, 329, 349, 352
Марк И. 40, 198
Марри Д. 271
Матай А. М. 93
Мезаровик М. Д. 285
Мейен С. В. 22, 245, 269, 270, 290, 315
Мейнхардт Х. 26, 215, 375–378
Мейсенхеймер Р. Д. 135, 136, 198, 200, 292
Мейсенхеймер Р. Д. 264

Миллингтон В. Ф. 135
Минго-Кастел А. М. 198
Митчисон Г. Х. 126–128, 153, 238
Мовшовиц Ата А. 158, 159
Монрой Ата А. 299
Моровиц Ата Х. Й. 288, 289, 312
Морфальд И. В. 158

Набарро Ф. Р. Н. 266
Надь Д. 47
Намбудири К. К. 183
Науман К. Ф. 187, 188
Нельсон Д. Р. 274
Нидхам А. Р. 263
Никлас К. Ж. 26, 298–300
Новак Ф. А. 276
Нуагель К. 197

О'Гради Р. Т. 313
Оже П. М. 158, 285
Оччелли Р. 224, 227, 268

Палмер Ж. Х. 18, 47, 49, 220, 296, 350
Палмер Ж. Х. 48
Патти Г. Х. 285, 287, 288, 290, 313
Паулинг Л. 253
Пенроуз Р. 274
Перри Р. 26, 153, 293
Перрон О. 176, 320, 370, 372–374
Пил А. Д. 83
Плантефол Л. 25, 53, 153, 212, 213, 292, 294
Поппер К. 183, 239, 312
Прусинкевич П. 21, 91, 222, 311
Пуанкаре Г. 158
Пьерански П. 272

Радл Е. 291
Райан Г. В. 247
Райт Ч. 230
Райт Э. М. 58, 149, 319, 354
Рашевский Н. 157–159, 164, 349
Рейнберг А. 164
Рени А. 161
Ривье Н. 159, 221, 224, 265–268, 349
Риго Ж. П. 109
Ридли Д. Н. 25, 53, 220–223, 248, 266, 329
Рихтер П. Г. 215, 349, 375
Рихтер П. Г. 216, 217
Ричардс Ф. Д. 24, 29, 30, 51, 59, 105, 107, 110–112, 114, 115, 117–120, 125, 126, 129–131, 134, 136, 137, 149, 150, 153, 173, 194–196, 204, 262, 263, 295, 335, 344, 351, 354
Ричардс Ф. Д. 110, 117, 120, 122, 136
Робертс Д. В. 140, 142, 154, 159, 187, 298, 368, 369
Розен Р. 304, 349
Розенберг Г. 94, 370
Розье Д. Ж. де 254
Ромбергер Д. А. 40, 183
Ротен Ф. 53, 226, 227, 247, 248, 267, 307, 329
Роуз С. 287
Рутихаузер Р. 54, 196, 201, 209, 214, 216–218, 293, 303

Сабо З. 73, 74, 92, 186
Савада И. 276
Сакс Д. 53
Сакс Т. 219
Салома А. 370, 373
Сассекс И. М. 54, 292
Сельвам М. 277
Силард Л. 301
Сингх В. 293

Синнотт Е. В. 298
Скривен Л. Э. 252
Скривен Л. Э. 253
Смит Б. У. 65
Сноу М. 63, 153, 186, 198, 292, 295, 307, 323, 361
Соубер Э. 290
Стейнхаус Г. 98
Стерлинг К. 80, 179, 180, 182
Стивенс К. Л. 263, 271, 310
Стивенс К. Л. 254, 273
Стивс Т. А. 54, 292
Стир Б. Т. 49
Страхлер А. Н. 280
Страхлер А. Н. 80
Стюарт В. Н. 77, 78
Суаттола М. 370, 373
Сэттлер Р. 18, 149, 196, 214, 218, 290, 293, 294, 303, 313–315
Сюйдун Ф. 40, 94, 96, 109, 156, 235, 236, 242, 248, 249, 263, 283, 349

Тайт П. Г. 140
Такахара И. 285
Такер С. Ч. 218
Теннекон К. 40
Том Р. 91
Томас Р. Л. 354
Томлинсон П. Б. 189, 305
Томпсон Д. У. 24, 53, 54, 102, 103, 140, 281, 304
Торнли Д. Х. М. 25, 94, 99, 119, 153, 215, 220, 233, 234, 354
Торнли Д. Х. М. 233
Труччо Э. 158
Тьюринг А. М. 153, 377, 378

Уайтхед А. Н. 326
Уивер Н. 158
Уикен Д. С. 313
Уильямс Р. Ф. 25, 26, 108, 118, 125, 129, 137–139, 196, 293, 295, 319, 361, 364, 365
Уильямс Р. Ф. 275, 361, 362
Уит Д. М. 189, 305
Унгар Ж. 283
Уолперт Л. 296
Уордлоу Ч. У. 19, 25, 40, 103, 106, 292, 295, 298
Уордлоу Ч. У. 286
Уотсон М. А. 85
Уэйсси А. 184
Уэтмор Р. Х. 80

Фибоначчи Л. 19, 22, 36, 38, 41–45, 50, 53, 55, 58, 59, 62, 69, 70, 79, 80, 82, 84, 88, 90, 93, 94, 96, 98, 99, 101, 103, 105, 108–112, 121, 126, 128, 136, 141–143, 146, 148, 155, 160–174, 176, 179, 181, 182, 187, 189, 192, 200–202, 205, 213, 215, 216, 220, 222–224, 228–230, 234, 235, 237, 241, 249, 266–268, 275, 280, 281, 284, 289, 294–296, 298, 299, 309, 323, 324, 326, 329, 333–335, 337, 338, 344–348, 358, 364, 368–370
Фидий 43
Фик А. Э. 299, 376
Филипсон У. Р. 294
Филлипс Ф. И. 158
Фокс С. У. 290
Франк Ф. С. 266
Франкуин П. 93
Фрей-Висслинг Э. 253
Фридман Д. 274, 276, 277
Фритш Ф. Е. 77

Фробениус Ф. Г. 97, 176, 320, 332, 370–373
Фробениус Ф. Г. 370
Фуджита Т. 140, 141, 148, 180, 181, 183, 184, 186–188, 366–369
Фурье Ж. Б. 248, 252, 253
Фурье Ж. Б. 249

Хагеман В. 76, 297
Хайкел Э. 201
Хакен Г. 375, 377
Хакетт У. П. 198
Хаксли Д. С. 102
Халберг К. Й. А. 374
Ханан Д. 311
Харбих Т. 375, 377
Хардвик Р. Ч. 295, 296
Харди Г. Х. 58, 149, 319, 354
Харрис У. Ф. 198, 252
Харрис У. Ф. 253, 265
Харрисон Л. Г. 266, 377, 378
Хейзенберг У. 312
Хейнович Ж. 188
Хейнс К. Е. 158
Хеллендорн П. Г. 198, 218
Херман Г. Т. 370
Хермант А. 29, 88, 90, 91, 311, 375
Хернандес Л. Ф. 49, 220, 296, 298
Хинчин А. И. 329
Хирмер М. 217
Хо И. Ч. 79, 83, 93, 290
Хо И. Ч. 99, 276
Хокинг С. У. 287, 311
Холланд Ж. М. 93
Холланд Ж. М. 99
Хоньо Х. 276
Хортон К. В. 80
Хьюгес А. Ж. 290

Цзюйлинь П. 40, 235
Циммерман В. 22, 29, 75–77, 85, 92, 203, 245, 246, 270, 280, 332

Чай Г. 301
Чарльз-Эдвардс Д. А. 119
Чепмен Д. М. 26, 153, 293, 295
Черч А. Г. 5, 22, 24, 29, 30, 53, 76, 79, 92, 93, 97, 99, 101, 115, 118, 121, 125–128, 130, 144, 150, 164, 165, 172, 175, 186, 195, 198–205, 207–209, 213, 245, 246, 263, 266, 270, 278, 297, 298, 300, 301, 307, 343, 344, 349, 351
Черч А. Г. 90, 114, 115, 121, 251

Шарден Т. де 272
Шарп У. Э. 280
Шаффнер И. Г. 295
Швабе В. В. 25, 26, 54, 121, 137, 138, 153, 195, 198, 292, 293, 295
Швабе В. В. 122
Швенднер С. 24, 140, 153, 185, 186, 188, 190, 295
Швиталла С. 293
Шеннон Ч. Э. 158
Шимпер К. Ф. 20, 53, 146, 196, 330
Шмидт Б. Л. 135
Шоут Ж. Ш. 42, 142, 153, 172, 184, 196, 197, 258, 292, 326
Шоут Ж. Ш. 196, 197
Шрёдингер Э. 159
Шраннер Р. 215–217, 349, 375
Шринивасян К. 118

Эдвардс Л. 375
Эзо К. 80, 153
Эйнштейн А. 277, 279, 311, 312
Эндресс П. К. 201, 218
Эрбар Ч. 293

Эриксон Р. О. 25, 54, 114, 120, 124, 125, 129, 131–136, 138, 141, 198, 248, 252, 266, 272, 295, 301, 307, 354
Эриксон Р. О. 132, 254
Ямацзы И. 250
Янг Д. А. 153
Яновский М. Ф. 219
ле Гиаде И. 53
ле Корбузье Ш. Э. Ж. 272

Предметный указатель

Abelia 296
Abies 145
Abies 144, 182
Acacia 201, 218
Achlys 218
Aesculus 195
Aglaophenia 310
Anabaena 374
Anthurium 175
Arabidopsis 219
Araucaria 36
Araucaria 175
Aroidae 185
Asarum 293
Aspidium 175
Ateleia 218
Athyrium 374
Azolla 195

Basella 294
Begonia 213, 214
Bellis 175
Botryllus 249, 305
Bryophyllum 198, 218
Buxus 195

Calla 218
Calladium 187
Callithamnium 374
Canna 195
Casuarina 197, 199
Cedrus 175, 183
Cephalaria 72
Cephalaria 71, 74, 175, 280
Cephalotaxus 175, 179–183
Cereus 175, 195, 198
Chaetomorpha 374
Chrysanthemum 138
Chrysanthemum 138
Cladophora 282
Cladophora 281
Clematis 195
Conus 272
Coscinodiscus 251
Costus 63, 64
Costus 29, 63, 64, 156, 216, 217, 350
Cryptomeria 179
Cucurbita 195
Cunninghamia 181
Cuscuta 368
Cutleria 79
Cycas 310
Cynara 251
Cynara 198

Dictyota 79
Dinobryon 282
Dipsacus 209, 212
Dipsacus 156, 175, 185, 186, 209, 213, 219, 349
Dryopteris 292

Echinocactus 175, 187, 202
Epilobium 195, 205, 292
Equisetum 32, 195, 199

Erigeron 165
Euphorbia 175, 200

Fucus 282
Fucus 79, 251, 310

Galium 209
Gasteria 195
Ginkgo 80
Gonionemus 250
Grimmia 186

Hedera 118
Heliodoma 310
Hippuris 276
Hippuris 199, 201
Horneophyton 76
Hydra 249, 305
Hypericum 214
Hyphaene 75

Inovirus 261
Inovirus 259, 260, 350
Iris 195

Kaempferia 90
Kalanchoe 81
Kalanchoe 80

L-система 21, 23, 29, 94, 95, 98, 149, 156, 161, 162, 164, 176, 268, 311, 320, 370, 371, 373
Larix 183
Licopodium 34
Licopodium 175, 195, 198, 202
Ligustrum 195
Linum 122, 138
Linum 80, 138, 374
Lupinus 292
Lysimachia 184

Manis 272
Mentha 209
Monanthes 175
Monstera 186

Nautilus 281

Olindias 250
Opuntia 175

Pereskia 293, 294
Picea 273
Picea 179, 183
Pinus 36
Pinus 146, 175
Plantago 186
Podocarpus 175, 198
Populus 298
Pothos 190
Pothos 175, 186, 188, 189

Q-матрица 95, 168

Автокатализ 375, 376
Автоэволюция (теория) 23, 246, 269, 270, 288–291, 301, 311, 313, 321
Агрономия 176, 177
Алгоритм Маккаллока (для d и (m, n)) 93, 99, 100
Алгоритм вычислительный (для d и (m, n)) 60, 61, 146, 148, 187, 192, 319, 357
Алгоритм графический (для d и (m, n)) 60, 319, 358
Алгоритм диофантов (для d и (m, n)) 60, 68, 69, 143, 319, 341, 359, 360
Алгоритм для объемной энтропии E_b 156, 163, 241
Алгоритм свертки (для d и (m, n)) 60, 62, 68, 69, 187, 238, 267, 319, 342

Алгоритм удлинения секущих 54, 283, 284, 381
Аллометрия 102, 103, 155, 246, 349
α-спираль 261
Ананас 33, 39, 41, 109, 189, 225, 271, 325, 334, 337
Антотаксис 201, 334
Апекс (побега, растения) 19, 20, 31, 38, 41, 47, 50, 65, 79, 102, 103, 106, 112, 124, 125, 139, 143, 150, 180, 182, 193, 194, 200, 201, 205, 218, 262, 274, 276, 296–298, 300–302, 321, 323, 326, 327, 329–332, 334, 335
Апекс, размер 41, 79, 112, 114, 115, 117–119, 126, 129, 130, 134, 143, 150, 165, 263, 265, 284, 323
Асклепиады 271, 273
Ауксин 292–294, 332

Бактериофаг 252, 254, 259, 350
Бензиладенин(БА) 49, 199
Бивеерность 209, 212, 219
Биофилософия 312
Биохимия 300
Биоэнтропия 159
Бог 298, 302, 312
Болле теория индукции 22, 29, 52, 70, 71, 73, 75, 92, 245
Больцмана постоянная 159
«Большой взрыв» 311
Ботаника 19–21, 23, 24, 39, 144, 149, 280, 289, 304, 305, 307, 315, 319, 329, 355
Бравэ допущения 65, 146, 221, 267, 309, 321, 350, 357
Бравэ теорема 36, 39, 40, 47, 49, 322, 330, 337
Бравэ формула 54, 65, 66, 247
Ветвление 30, 75, 79, 80, 154, 214, 215, 245, 246, 271, 279, 283, 309, 330
Видимая пара 322, 332
Водоросль 76–80, 201, 245, 251, 270, 279–282, 374
Волокно 251, 326

Гексамер 194, 252, 254, 327
Гемагглютинин 254
Генеративный резонанс 165
Генеративный фронт 48, 49
Генетическая спираль 39, 40, 53, 65, 81, 94, 133, 143, 173, 220, 323, 337, 354
Гибберелловая кислота, Гиббереллин 120, 132, 199, 332
Гиперболический поворот (преобразование) 106, 228, 320, 322, 323, 379, 380
Гномон 281–284
Голосеменные 180, 181, 331
Гомеозис 218
Гомология (феномен) 154, 155, 262, 288, 301, 314, 335
Гофмейстера правило (аксиома) 63, 205, 206, 213, 294, 306, 307, 323, 361

Дарвинизм 246, 270, 288–291
Двудольное 195, 324
Двупарность 179, 186, 191, 195, 196, 206, 212, 213, 215
Двурядность 156, 165, 194, 195, 198, 200, 206, 209, 211, 215, 216, 284, 307, 324, 327, 328, 377
Двусторонняя симметрия 31
Дендрит 272, 282, 310
Джана классификация замечательных чисел 229, 230, 236, 358

Джана модель аллометрического типа 30, 92, 112, 242, 332, 364, 380
Джана объяснительная модель 29, 156, 158, 165, 178, 194, 219, 230, 231, 241
Джана объяснительная модель, главный результат 166, 171, 319
Джана объяснительная модель, классификация паттернов 171, 192, 208, 209, 236, 237
Джана объяснительная модель, побочный продукт 176, 370
Джана объяснительная модель, прогностические и объяснительные качества 148, 207, 208, 219, 241, 242
Джана теория филлотаксиса 22, 25, 154, 300, 314, 315
Джина обобщенная теорема филлотаксиса 58, 60, 352, 359, 360
Диатом 251
Диофантово уравнение 60, 359
Дирихле область 224
Дисклинация, Дислокация 144, 262, 265, 266, 306
Дистальная область, зона 154
Дифференциальный рост 102, 103, 263
Диффузия 159, 215, 233, 242, 271, 291, 293–295, 297–299, 309, 320, 375, 376, 378
Диффузия Фика закон 299, 376
Диффузия воды 299
Дихотомия 75, 209, 290
Дополнительная последовательность 172, 174, 181, 189, 191, 192, 197, 198, 200, 202, 203, 206, 234, 235, 258, 263, 284, 293, 324, 326, 350
Дорсовентральная симметрия 214, 215
Дробь непрерывная 25, 53, 54, 221, 224, 226, 229, 233, 267, 319, 324, 328, 357
Дробь филлотаксисная 53, 55–57, 65, 66, 68, 70, 71, 74, 146, 148, 188, 192, 212, 335

Закон Виснера 19
Замечательное число 220–224, 324, 358
Зерно, Границы зерен 266, 267
Золотое сечение τ 43
Золотое сечение τ 43, 44, 225, 272, 274, 324, 333
Золотой треугольник 282, 284

Иерархическое представление филлотаксиса 29, 52, 92, 98, 149, 155, 207, 325, 333
Иерархия композиционная 20, 155, 159, 285–287, 305, 313, 314, 324
Иерархия сопровождающая 97, 98, 160–163, 166, 171, 332
Иерархия управления 149, 154–156, 159, 241, 279, 285, 287, 292, 298, 313, 320, 324, 333, 370
Инициаторы (клетки) 262, 296, 325
Итерсона формула 131

Каротиноид 178
Клейна квадратная решетка 357
Клетка 99, 153, 165, 176, 288, 289, 296, 297, 310, 314, 324, 325, 376
Клеточное деление 91, 93, 99, 100, 165, 296, 297, 343
Коксетера формула 30, 109
Коллоидные кристаллы, плазма 268, 272, 273, 297

Коническое представление филлотаксиса 125
Контакт 33, 35, 271, 295, 297, 366, 379
Контакт, давление 154, 166, 236, 295–297, 301
Контакт, пара 29, 31, 33–39, 52, 53, 55, 57, 106, 107, 321–323, 325, 366
Контакт, парастиха 31, 33, 47, 109, 325
Крика решетка 256, 259
Кристалл, Кристаллография 6, 22, 245–248, 251–253, 255, 260, 262, 265, 266, 268, 269, 272, 274, 276, 281, 306, 315, 325, 326
Круговое число 104, 326, 354

Лайелла эволюционный принцип 225
Лен 293
Линии дефектов (в маргаритке, кристалле) 224, 227, 266
Линия Ретциуса 326
Линия силового поля 278, 300, 301
Лиственная винтовая линия 53, 212
Лиственный цикл 70, 196
Логистическая формула 102
Локсодрома 220
Люка последовательность 41, 42, 45, 50, 59, 69, 75, 111, 142, 172, 215, 258, 324, 326, 329, 339
Люка угол 45, 94, 96
Люка число L_k 42, 69, 326

Магнитное поле 26, 301, 306–308
Максиминный принцип Адлера 166, 236, 237
Максимовича и Эриксона метод 114, 132–134, 307
Маргаритка 22, 33, 34, 55, 224, 227, 251, 265, 266, 278
Маргаритка, зимняя 278
Марзека энтропийная модель 211, 233
Матрица Лесли 176, 373
Матрица неразложимая 94, 326, 370, 371, 373
Матрица сопровождающая, Фробениуса 97, 332
Медуза 22, 250, 301, 305
Медь 282
Мейена номотетика 22, 269, 290
Мейнхардта–Гирера теория 375, 377, 378
Меристема 19, 65, 79, 103, 114, 118, 119, 132, 154, 199, 200, 271, 284, 286, 295, 305, 325–327
Метафизика 312
Методология (распознавания и образования паттернов) 20, 140, 142, 150, 154–156, 185, 192, 209, 242, 283, 316, 332, 334
Микротрубочки 251, 252
Микрофибриллы 296, 327
Миоглобин 252, 255
Многомерность 59, 194–196, 204, 206, 208, 209, 211, 215, 241, 262, 307, 324, 325, 327, 335
Многопарность 195, 205, 206, 211, 215, 241, 262, 329
Модели упаковки Бурсилла–Сюйдуна 263, 283
Модели упаковки Ван дер Линдена 85, 94, 283
Модели упаковки Ридли 221
Модели упаковки Уильямса–Бриттэйна 26, 108, 319, 361, 364, 365

Модели упаковки Хернандеса–Палмера 220, 296
Моделирование 20, 286, 292, 293, 299, 300, 302, 303, 306, 307, 311, 331, 335, 364, 376, 377
Модель контактного давления Адлера 54, 156, 166, 236, 238, 248, 329, 348, 367–369
Молекулярная биология 22, 252, 269, 289, 312
Мономер 252
Моностиха 208, 240
Морфогенез 19, 20, 31, 79, 226, 297, 306, 309, 314, 321, 327, 331, 334, 378
Морфогенетический параллелизм 20–22, 245, 246, 269–271, 306
Морфология (растений) 53, 73, 202, 214, 215, 327
Мультидисциплинарность 23, 246, 312

Нитевидные организмы 176, 320, 370, 374
Номотетика 22, 269, 290
Нутриент 153, 154, 159, 165, 292, 298

Однодольные 330
Онтогенетическая модель, механизм 20, 154, 156, 302
Онтогенизм (онтогенетический аспект филлотаксиса) 20, 21, 154, 302
Опал 273
Опылитель 286, 312
Ортостиха 53, 80–82, 93, 146, 194–196, 200, 206–208, 294, 324, 327, 330, 331, 335
Основная теорема филлотаксиса 21, 30, 52, 54, 74, 113, 352, 380
Остаток аминокислоты 245, 253, 256, 258, 259

ПМП 306, 331
Пальма 32, 33, 40, 75, 189, 310
Папоротник 272, 276, 292, 295, 310, 374
Парастиха 33–35, 37, 44, 47, 52, 53, 199, 200, 220, 227, 252, 263, 265, 266, 295, 330
Парастиха, N- 328
Парастиха, n- 40, 55, 66, 83, 263
Парастиха, Видимая встречная пара 322
Парастиха, видимая встречная пара 37–39, 45, 59, 60, 108, 114, 142, 225, 322, 325, 326, 336, 341, 359
Парастиха, встречная пара 37, 38, 45, 55, 57, 59, 60, 93, 104, 107, 110, 133, 137, 146, 265, 321, 322, 325, 329
Парастиха, пара 37, 39, 58, 59, 62, 194, 222, 330, 334, 336, 337
Парастиха, семейство 33, 35, 45, 52, 54, 109, 143, 200, 227, 250, 265, 332
Парастиха, явная пара 37, 39, 114, 123, 130, 134, 144, 146, 192, 237, 334, 336
Паттерн 31, 41, 76, 248, 285
Паттерн армирования (клеток) 296
Паттерн нарушенный 146, 216, 218, 219, 241, 302, 328, 334, 335
Паттерн проблематичный 29, 183, 185, 186
Паттерн прогнозируемый 207, 232
Паттерн спиральный 33, 37, 118, 170, 195, 197, 206, 207, 212
Паттерн филлотаксисный 19–22, 25, 26, 29, 31, 75, 76, 80, 83, 88, 92,

93, 103, 108, 110, 194, 199, 202, 203, 208, 213, 220, 224, 242, 245, 246, 271, 325, 335
Паттерн, классификация 171, 192, 208, 209, 236–239, 241, 242, 245, 247, 249, 272
Паттерн, образование 19, 54, 165, 203, 225, 239, 316, 334, 375, 377
Паттерн, пред- 375, 378
Паттерн, распознавание 20, 21, 29, 30, 60, 98, 106, 124, 126, 140, 142, 150, 154–156, 185, 192, 209, 242, 283, 316, 332, 334
Паттерн, таблица определения 21, 30, 112–114, 116, 155, 332, 336, 364
Паттерн, частота появления 141, 142, 179–181, 203
Паттерн, этимология слова 47, 271
Пенроуза мозаика 274
Пентаграмма 51
Перевершинивание 72, 75–77, 203, 330
Перекрест 32, 139, 156, 165, 194–196, 198, 204, 208, 209, 211, 215, 240, 278, 284, 307, 327, 330, 377
Перрона–Фробениуса теория 320, 370, 372
Перспективизм 303
Пластохрон P (P_r, P_c) 30, 166, 171, 236, 331
Пластохронное отношение R 29, 41, 45, 50, 66, 79, 86, 92, 93, 103, 106, 108, 110, 112–114, 117, 121, 122, 129, 130, 132, 134, 150, 196, 214, 220, 248, 263, 267, 268, 283, 307, 322, 331, 332, 336, 361, 365, 369
«Плохие разбиения» 223, 233
Побочная последовательность 174, 179, 180, 191, 192, 198, 211, 216, 234, 235, 239, 240, 242, 293, 320, 321, 331
Поглощение (захват) света 26, 285, 298, 299, 305
Позиционная информация 49
Покрытосеменные 179–181, 183, 201, 294, 324, 329–331
Поли-γ-бензил-l-глутамат 253
Поли-γ-метил-l-глутамат 253
Поли-l-аланин 253
Полимер 22, 272, 276, 277, 301, 335
Полипептидная цепочка 245, 252, 253, 257–259, 269, 350
Последовательность аномального филлотаксиса 59, 60, 63, 156, 171, 174, 237, 321, 324, 331, 333
Последовательность нормального филлотаксиса 58, 59, 69, 110, 170, 172, 235, 239, 240, 324, 327, 329, 342
Появление (феномен) 155, 246, 287, 314, 325, 335
Примордий 19, 26, 32–35, 37, 38, 65, 92, 103, 149, 198, 249, 269, 276, 284, 285, 295, 325, 327, 331, 377
Продолжение парастихийной пары (m, n) 229, 230, 267, 332, 356
Происхождение филлотаксисных паттернов 20, 21, 153–155, 245, 246, 270, 279, 285, 295, 305, 313, 314, 316, 334
Пузырьковый плот 262, 263, 268
Пятикратная симметрия 22, 44, 262, 265, 274

Раздвоение 76, 79, 80, 267, 268, 307
Рассеивающая структура 233
Расхождение аномального филлотаксиса 60, 63, 69, 328

Расхождение вторичное 66, 104, 263, 352
Расхождение нормального филлотаксиса 60, 192, 221, 240, 328
Расхождение, угол d 29, 38, 41–45, 52, 54, 57, 58, 60, 61, 63, 65, 70, 86, 88, 103, 105, 106, 114, 126, 132, 150, 156, 200, 221, 230, 236, 238, 283, 319, 322, 332, 333, 355, 361, 364, 380
Расширение–сжатие 266, 306
Рост гномонический 30, 155, 246, 271, 279, 281, 283, 284, 303, 310
Рост матрица 94, 95, 97, 168, 326, 372
Рост функция 161, 176, 370–372

Свертка парастихийной пары (m, n) 62, 230, 332, 356
Семядоля 324, 332
Сложность $X(T)$ 156, 160, 161, 207, 241
Смежный Лист 84, 125, 133
Совмещение листьев 79, 214, 293
Сосед начала координат 147, 236
Сосед оси Y 267, 322, 357
Соцветие 268
Соцветие (головка) 6, 29, 31, 33–35, 45, 47–49, 55, 59, 71–74, 85, 86, 88, 90, 91, 93, 109, 172, 184, 186, 213, 220–223, 227, 247, 251, 266, 268, 272, 278, 295, 296, 311, 312, 326, 332, 334, 375, 378
Сравнительная морфология 21, 22, 155, 202, 245, 269, 271, 300, 314, 315, 335

Тело 301
Теорема Адлера 148, 347
Теория информации 158
Теория, модель поля 292, 293
Углерод-14 82, 83
Угол пересечения парастих γ 127
Угол пересечения парастих γ 39, 53, 66, 103, 104, 108, 109, 112, 114, 122, 127–129, 132–134, 136–138, 150, 238, 322, 323, 330, 332, 333, 336, 347, 361, 365, 366, 379
Угол предельного расхождения 63, 69, 88, 108, 130, 134, 137, 166, 188, 261, 380
Угол предельного расхождения Джана множество **J** 261
Угол предельного расхождения Джана множество **J** 238, 241, 309
Удвоение Лестибудуа–Болле закон 324
Удвоение Лестибудуа – Болле закон 22, 71, 75, 93, 149, 333
Удвоение стабилизация 160
Узел (двойной, простой) 92, 96, 165, 167, 332
Упаковка (дисков, кругов, сфер) 24, 156, 223, 225, 248, 252, 254, 262, 273

Фарея последовательность 54, 319, 352, 354, 355
Фарея сумма 62, 63, 253, 329, 340, 354
Фибоначчи иерархия 94, 96–98, 160–168, 173, 235, 268, 324, 333, 370
Фибоначчи последовательность 19, 36, 38, 41–45, 58, 59, 80, 82, 96, 99, 105, 108–112, 126, 148, 164, 167, 169–172, 174, 179, 181, 189, 192, 228, 229, 284, 289, 299, 323, 333, 334, 344, 358
Фибоначчи последовательность типа последовательность 19, 42, 58, 96,

105, 108, 109, 148, 164, 169, 170, 228, 229, 267, 333, 334
Фибоначчи последовательность частота появления 180, 189
Фибоначчи сеть 280
Фибоначчи угол (расхождение) 38, 45, 53, 55, 59, 94, 96, 112, 141, 143, 146, 200, 205, 220, 222, 223, 249, 284, 298, 333, 364, 368, 369
Фибоначчи число F_k 42, 44, 55, 59, 62, 69, 70, 90, 99, 101, 121, 189, 280, 333
Фидия сечение 43
Филлотаксис Фибоначчи 333
Филлотаксис задача, проблема 79, 88, 141, 153, 292, 311–314, 316, 334, 335
Филлотаксис коническое представление 125
Филлотаксис нормальный 203, 211, 221, 329
Филлотаксис область исследований 315, 334
Филлотаксис обобщенный, кристаллографический, экзотический 200, 245, 247, 334
Филлотаксис системный 155, 269, 305, 334
Филлотаксис убывающий (возрастающий) 198, 322
Филлотаксис этимология слова 21, 334
Филлотаксис, гипотеза 153, 292, 298
Филлотаксис, иерархическое представление 29, 52, 92, 149, 155, 207, 325, 333
Филлотаксис, история развития 20, 25, 29, 52, 110, 247, 269, 366
Филлотаксис, математический 20, 25, 52, 54, 154, 303, 304, 306
Филлотаксис, феномен 5, 19–21, 155, 198, 221, 285, 287, 307, 312, 334
Филлотаксис, числа (m, n) системы 334
Филогенизм (филетический аспект филлотаксиса) 20, 21, 203, 303, 334
Фитогормон 49, 242, 309, 332
Формула Бине 105, 120, 343, 347
Фотобиология 298, 300
Фотопериодичность 135, 136
Фотосинтез 79, 252
Фотофосфориллирование 176
Фрактал 29, 90–92, 149, 272, 310
Фуджиты последовательность 239
Фундаментальная область (параллелограмм, треугольник) решетки 260, 263, 350
Функционализм (теория) 279
Функциональность (функциональный аспект филлотаксиса) 20, 155, 176, 286, 303, 313, 334
Функциональный анализ 370
Фурье преобразование, ряды 248, 249, 252, 253

Хайкела закон рекапитуляции 201
Хаос 277, 290
Хиральность 40, 198, 264
Хронобиология 164

Центрическая решетка (или представление филлотаксиса) 24, 29, 31, 54, 92, 93, 105, 149, 257, 335, 354
Цилиндрическая решетка (представление филлотаксиса) 25, 29, 30, 53, 54, 65, 68, 92, 93, 103–106, 109, 121, 131, 132, 149, 186, 197, 221, 224–226, 236, 247, 258–261, 309,

319, 322, 323, 329, 332, 336, 353, 354
Цилиндрический кристалл 251–253, 265, 306

Черча объемное отношение 30, 114, 115, 118, 127, 263
Черча теория равных потенциалов 53, 126, 278
Черча теория эволюции (морское происхождение) 21, 22, 208, 246
Черча формула 115, 121, 130

Шишка (сосновая, еловая), Хвойные 34
Шишка (сосновая, еловая), Хвойные 34, 36, 66, 67, 71, 91, 101, 181, 183, 189, 272, 273, 310, 331, 334, 337, 347

Эволюция 76, 77, 155, 158, 160, 203, 205, 206, 208, 219, 245, 246, 270, 281, 287–289, 299, 302, 303, 309–311, 332, 364
Энергия 26, 159, 160, 176, 178, 204, 233, 242, 267, 268, 271, 277, 279, 285, 288, 296, 300–303, 306, 307, 312, 321
Энтропия 156, 158–161, 207, 230, 232, 233, 268, 301–303
Энтропия негативная 159
Энтропия объемная (E_b) 156, 163, 167, 207
Энтропия понятия 158–160, 302
Эффективность упаковки 20, 220–223, 227, 259, 273, 329

Яблоня 84, 336
Явнобрачные 175
Ягуар 271
Ящер 273

Роджер В. Джан

Филлотаксис.
Системное исследование морфогенеза растений

Дизайнер М. В. Ботя
Технический редактор А. В. Широбоков
Компьютерная верстка Д. В. Панкратов
Корректор З. Ю. Соболева

Подписано в печать 30.12.2006. Формат $60 \times 84^{1}/_{16}$.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 26,97. Уч. изд. л. 27,12.
Гарнитура Таймс. Бумага офсетная №1. Заказ №197.

Научно-издательский центр «Регулярная и хаотическая динамика»
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1.
http://shop.rcd.ru E-mail: mail@rcd.ru Тел./факс: (+73412) 500–295