

А. Г. АРАРАТЯН

ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЕ И ЧИСЛА ФИБОНАЧЧИ

Наиболее раннее упоминание о наличии определенного порядка в расположении листьев находим у древнегреческого философа и естествоиспытателя Теофраста (Феофраста), жившего в 372—287 годы до нашего летосчисления. В его первых в истории науки ботанических трудах мы читаем: «Вообще говоря, у деревьев с плоскими листьями листья расположены правильными рядами, как, например, у мирта; у большинства же остальных они растут в полном беспорядке» [13]. Как видно, Теофраст усматривает порядок лишь в супротивном (может быть, также в мутовчатом) листорасположении, а в очередном он какого-либо порядка не находит. Другой известный автор античного мира—римский ученый Плиний старший, живший в первом веке нашего летосчисления (23—79 годы), установил тип очередного листорасположения и описал одну из его форм с циклом $\frac{1}{2}$.

Впоследствии к описанию этого явления возвращаются лишь через более чем 14 веков, в эпоху Возрождения. Гениальному итальянскому художнику, ученому и инженеру Леонардо да Винчи (1452—1519) принадлежит первое более или менее подробное описание типов и форм листорасположения у семенных растений [10]. Он ясно различает два типа листорасположения — спирального и супротивного. Им подробно описана одна из наиболее распространенных форм очередного листорасположения $\frac{2}{5}$. Да Винчи описал и другие формы того же типа — $\frac{1}{3}\left(\frac{1}{2}\right)$, $\frac{3}{8}$. Кроме того, он упоминает еще одну форму — мутовчатое листорасположение, но не листьев, а веток, примером которого служит сосна. Он отмечает также, что расположение главных веток у растений такое же, как и у листьев. По всей вероятности, эти оригинальные и весьма точные для того времени наблюдения ему удалось сделать благодаря развитой наблюдательности художника. Известно, что к изучению природы он пришел от живописи и это полностью относится также к расположению веток и листьев.

В XVII веке о листорасположении высказались несколько известных ботаников и первый среди них Броун [25], особенно хорошо изучивший расположение в пять рядов — $\frac{2}{5}$. Позже вопросом листорасположения занимались знаменитые микроскописты и основоположники анатомии растений Мальпиги [39] и Грю [33], а также другие ботаники. Но разби-

раемый вопрос сравнительно более или менее обстоятельно изложил Бонне в середине XVIII века [19].

В конце XVIII и начале XIX веков на листорасположение обратил внимание великий поэт, философ и ученый—естествоиспытатель Гете, создатель теории метаморфоза растений [8]. Основателю морфологии растений принадлежит также работа «О спиральной тенденции роста у растений», вышедшая в свет в 1831 г., за год до его смерти [32].

В начале XIX века о листорасположении писали ботаники А. Декандоль [27], Бовуа [40] и др. Впервые оно было математически изучено А. Брауном [21] и особенно Шимпером [44]. И несмотря на то, что впоследствии по тому же вопросу вышло в свет большое количество работ, все же почти во всех руководствах по ботанике и поныне листорасположение излагается на уровне первой половины XIX столетия, главным образом на основании исследований этих двух ботаников.

Во второй половине XIX столетия начали интересоваться каузальным разбором листорасположения. Было высказано два несколько сходных предположения. Гофмейстер предложил гипотезу о том, что зачаток листа на конусе нарастания может возникнуть в доступном для него пространстве [36]. Позже Швенденер высказал мысль, что расположение листовых зачатков определяется механическим контактом и взаимным их давлением друг на друга [6, 47—49]. Подобные предположения высказывались и другими исследователями.

В XX веке проводились эксперименты по изменению листорасположения. Опыты Уордлоу [58, 59] и, особенно, М. и Р. Сноу [51—53, 55] привели к интересным результатам. Последним двум авторам удалось изменить листорасположение под влиянием ауксина [54]. Их же опыты по расщеплению конуса нарастания растения с супротивными листьями [50] привели к таким же результатам: листовые зачатки на продольных полновинках побегов расположились поочередно.

В начале нашего века было высказано предположение, что каждый листовой зачаток подавляет возникновение вблизи него нового и потому последний образуется на некотором, для данного вида определенном, расстоянии от предыдущего [28].

Как по каузальному анализу, так и по другим вопросам, касающимся явления листорасположения, проведено большое количество наблюдений и немало экспериментов [31, 34, 35, 38, 45, 46 и др.], но эти вопросы ни в какой мере не могут считаться исчерпанными. Листорасположение (филлотаксис) семенных растений все еще привлекает к себе интерес исследователей [16, 18, 29, 30, 41, 42, 56 и др.].

В данной статье мы остановимся на математической стороне листорасположения.

Как видно из вышеизложенного, начиная с XVI столетия, сначала очень медленно, а с первой половины XIX все быстрее накапливается богатый материал по типам и формам листорасположения. За это же время происходит упразднение типа так называемого беспорядочного или рассеянного листорасположения (*folia sparsa*), и все случаи когда-то

известные под этим названием впоследствии были включены в тип спирального листорасположения. Замечательно, что Бонне [19], Декандоль [27] и некоторые другие вслед за Леонардо да Винчи [10] и Броуном [25] долго еще выделяли листорасположение с пятью рядами (по устарелой терминологии *quinqux*) в особый тип.

Еще с XVII века было установлено понятие единой генетической (производящей) спирали, по которой и располагаются листья. В середине XVIII столетия Бонне [19] писал о двойной спирали, а в конце первой половины нашего столетия Плантфоль [40] предложил гипотезу нескольких спиралей. Однако при рассмотрении приведенных ими примеров можно прийти к выводу, что наличие нескольких спиралей—явление производное от первичного и к тому же гораздо более распространенного типа листорасположения у семенных растений с одной генетической спиралью, иногда называемой также логарифмической.

Нужно сказать, что генетическая или логарифмическая спираль хорошо различима лишь при очередном листорасположении и притом когда она одна: все листья на побеге расположены по этой спирали. Она состоит из обычно одинаковых циклов, как бы метамеров высшего порядка, каждый из которых состоит из двух, трех и более узлов. Основой для деления побега на циклы служат так называемые ортостихи, воображаемые прямые линии, проходящие вдоль всего побега через места прикрепления листьев. Циклом считается отрезок, находящийся между двумя следующими друг за другом по ортостихе листьями. Как известно, цикл выражается в виде правильной дроби, числитель которой показывает число полных оборотов спирали на данном отрезке, а знаменатель—число листьев там же.

Спиральное листорасположение характеризуется также угловым, или, что одно и то же, дуговым расхождением между двумя соседними по спирали листьями на поперечной проекции стебля. Из числового значения угла расхождения легко вывести формулу цикла: для этого полученное число нужно разделить на 360. Если бы во всех случаях возможно было точно определить угол расхождения листьев способом проектирования, то нам не нужно было бы ждать удлинения побега и прибегнуть к помощи ортостих: хватило бы первых двух-трех листьев. Однако прямое определение угла расхождения часто сопряжено с трудностями и далеко не всегда можно более или менее точно измерить его. Поэтому чаще приходится сначала определить цикл на многолистном побеге, а затем уже вычислить угол расхождения, умножая формулу цикла на 360.

Другим типом является листорасположение с двумя и более листьями на каждом узле. Вначале этот тип принято было делить на два—с супротивным и мутовчатым расположением листьев. Декандоль [27] объединил их в один тип. Позже их снова разделили на два типа; ниже будет показано, что это было сдано без достаточного основания.

При наличии двух и более листьев на каждом узле цикл почти всегда состоит из двух узлов и, следовательно, количество листьев в цикле составляет сумму листьев двух следующих друг за другом узлов. Здесь

так же, как и при спиральном листорасположении, число ортостих на побеге равно общему количеству листьев в цикле. Угол расхождения смежных листьев в узле обычно определяется делением 360° на число листьев узла. Однако этот угол расхождения не гомологичен углу расхождения при очередном листорасположении и является расстоянием между спиралями, так как при супротивном и мутовчатом листорасположении фактически имеется столько же спиралей, сколько и листьев в одном узле. Угол расхождения между смежными листьями на спирали в действительности должен быть вдвое меньше. Таким образом, двухузловый цикл супротивного и мутовчатого листорасположения является функцией (в математическом понимании) строго параллельно развертывающихся по стеблю двух и более генеративных спиралей.

Из вышеизложенного видно, что между супротивным и мутовчатым листорасположением нет принципиальной разницы: они представляют один тип с формами, отличающимися друг от друга лишь количественно, числом листьев в узле или по числу одновременно развивающихся спиралей, по остальным же признакам они тождественны.

Обратимся вновь к спиральному листорасположению. Опытным путем выявлено много различных циклов спирального листорасположения, формулы которых приводятся ниже, расположенные в восходящем порядке числовых значений числителей и знаменателей:

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{2}{5} \quad \frac{3}{8} \quad \frac{5}{13} \quad \frac{8}{21} \quad \frac{13}{34} \quad \frac{21}{55} \dots \dots \dots (1)$$

Первые пять циклов в приведенном ряду определяются легко. Циклы высших порядков, состоящие из 8 и более оборотов спирали, с 21 и более листьями определяются труднее. Некоторые из них обычны для укороченных осей. Если бы даже циклы высших порядков и встречались на обыкновенных ростовых побегах, то все же их точное определение было бы затруднено по следующим причинам. Во-первых, необходимо было бы иметь очень длинные побеги с большим годичным приростом, не менее чем с 55, 89, 144 и более листьями. Такие побеги очень редки или их вообще не бывает. Во-вторых, на таких длинных побегах весьма трудно выявить ортостихи, так как два следующих один за другим листа на ней расположены очень далеко друг от друга и от малейшего скручения стебля значительно сместились бы. Наконец, если даже в нашем распоряжении окажутся длинные побеги с необходимым количеством листьев и стебель ничуть не будет скручен, все же точное определение циклов высших порядков почти бессмысленная затея, потому что, как будет показано ниже, разница значений соседних дробей многолистных циклов (1) очень мала и соответствующие углы расхождения почти совпадают.

Расположение циклов в восходящем порядке дает возможность продемонстрировать давно известную закономерность. Каждую дробь в этом ряду можно вывести из двух предыдущих—для этого нужно сложить отдельно числители и знаменатели этих последних. Таким образом, имея

только два первых цикла, можно вычислить весь ряд возможных циклов. Кроме того, в приведенном ряде чисел замечается та особенность, что числители и знаменатели состоят из одних и тех же чисел. При этом число знаменателя формулы какого-либо цикла повторяется в виде числителя через номер в ряду (1). Вот этот ряд чисел:

$$1 \quad 1 \quad 2 \quad 3 \quad 5 \quad 8 \quad 13 \quad 21 \quad 34 \quad 55 \quad 89 \quad 144 \quad \dots \quad (2)$$

Этот закономерный ряд чисел в математике был известен уже в начале XIII столетия, т. е. более чем за три столетия до Леонардо да Винчи и шесть столетий до Шимпера. Он был получен знаменитым итальянским математиком средневековья Леонардо Пизанским, более известным под именем Фибоначчи (сокращенное от слов *filius Bonacci*—сын Боначчи), при решении известной задачи о размножении кроликов и впоследствии был назван его именем—числами Фибоначчи [7].

Числа Фибоначчи являются частным случаем рядов чисел, известных в математике под названием рекуррентных или возвратных последовательностей, каждое из которых является функцией предыдущих, в данном случае равно сумме двух. Если числа Фибоначчи обозначить через U с порядковым номером, то начиная с третьего члена ряда каждое число можно определить по следующей формуле:

$$u_n = u_{n-1} + u_{n-2}. \quad (3)$$

Числа Фибоначчи характеризуются рядом свойств, пользование которыми часто облегчает работу с ними.

Так, сумма первых n чисел вычисляется с помощью следующего равенства:

$$u_1 + u_2 + u_3 + \dots + u_n = u_{n+2} - 1. \quad (4)$$

Для вычисления суммы чисел Фибоначчи с нечетными номерами служит другое равенство:

$$u_1 + u_3 + u_5 + \dots + u_{2n-1} = u_{2n}. \quad (5)$$

Сумма же чисел Фибоначчи с четными номерами определяется следующим равенством:

$$u_2 + u_4 + u_6 + \dots + u_{2n} = u_{2n+1} - 1. \quad (6)$$

У чисел Фибоначчи имеются много других свойств, из них мы приведем лишь некоторые.

Если номер числа Фибоначчи делится на 3 (этими числами будут u_3, u_6, u_9, u_{12} и т. д.), то эти числа будут четными, все остальные числа нечетные. Числа Фибоначчи только в том случае делятся на 3, если их порядковые номера делятся на 4. Лишь то число Фибоначчи делится на 4, порядковый номер которого кратен 6-и. Соседние числа Фибоначчи взаимно просты, т. е. не имеют общих делителей. Три следующие друг за другом числа Фибоначчи не могут образовать треугольника.

Числа Фибоначчи связаны с биномиальными коэффициентами. Расположим последние в виде треугольника Паскаля и проведем через них

восходящие диагонали под углом в 45° . Суммы чисел по этим диагоналям дадут числа Фибоначчи.

$$\begin{array}{cccccccccccc}
 & & 1 & 1 & 2 & 3 & 5 & 8 & 13 & 21 & 34 & 55 \\
 1 & / & & & & & & & & & & \\
 1 & & 1 & / & & & & & & & & \\
 1 & & 2 & 1 & / & & & & & & & \\
 1 & & 3 & 3 & 1 & / & & & & & & \\
 1 & & 4 & 6 & 4 & 1 & / & & & & & \\
 1 & & 5 & 10 & 10 & 5 & 1 & / & & & & \\
 1 & & 6 & 15 & 20 & 15 & 6 & 1 & / & & & \\
 1 & & 7 & 21 & 35 & 35 & 21 & 7 & 1 & / & & \\
 1 & & 8 & 28 & 56 & 70 & 56 & 28 & 8 & 1 & / & \\
 1 & & 9 & 36 & 84 & \dots & & & & & &
 \end{array} \quad (7)$$

Числа Фибоначчи имеют связь с так называемыми непрерывными, или цепными, дробями. У Брауна [21] есть примеры таковых. Приведем один из них:

$$2 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \dots}}}} \quad (8)$$

Выпишем отдельно дроби в порядке последовательного усложнения:

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{2 + \frac{1}{1}} \quad \frac{1}{2 + \cfrac{1}{1 + \frac{1}{1}}} \quad \frac{1}{2 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \frac{1}{1}}}} \quad \frac{1}{2 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \frac{1}{1}}}}}$$

Приведя к общему знаменателю эти дроби, мы получим циклы спирального листорасположения:

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{2}{5} \quad \frac{4}{8} \quad \frac{5}{13}$$

Между разными числами Фибоначчи имеются рекуррентные соотношения. Например, если из квадрата какого-либо числа Фибоначчи вычесть произведение данного числа на предыдущее и квадрат последнего, то получится $+1$ или -1 .

$$u_n^2 - u_n \cdot u_{n-1} - u_{n-1}^2 = \pm 1. \quad (9)$$

То же самое получится, если из произведения двух чисел Фибоначчи с разницей в порядковых номерах 2 вычесть квадрат числа, находящегося между ними в ряду.

$$u_n \cdot u_{n-2} - u_{n-1}^2 = \pm 1. \quad (10)$$

Числа с большими порядковыми номерами можно определить не только прямым путем, по равенству (3), но и на основании отношений, существующих между ними, и некоторыми числами низших номеров. Предлагаем следующие равенства для вычисления чисел Фибоначчи четных и нечетных порядковых номеров (11 и 12).

$$u_{n+2}^2 - u_n^2 = u_{2n+2} \quad (11)$$

$$u_{n+1}^2 + u_n^2 = u_{2n+1}. \quad (12)$$

Число с большим номером можно определить также при помощи четырех последовательных чисел по следующему равенству:

$$\sqrt{(u_{n+3} \cdot u_n)^2 + (2 \cdot u_{n+2} \cdot u_{n+1})^2} = u_{2n+3}. \quad (13)$$

В последних трех равенствах (11, 12, 13) всегда получаются числа Фибоначчи. Само собой понятно, что в равенстве (13) подкоренное выражение есть квадрат целого числа.

Число Фибоначчи может быть определено также как функция его порядкового номера. Для этого составим образующую функцию

$$\varphi(x) = u_0 + u_1 x + u_2 x^2 + \dots + u_n x^n + \dots,$$

считая

$$u_0 = u_1 = 1.$$

Отсюда, учитывая (3), получим

$$(x^2 + x) \varphi(x) = \varphi(x) - 1 - x,$$

т. е.

$$\varphi(x) = \frac{1+x}{1-x-x^2}. \quad (14)$$

Разлагая в ряд по степеням x , получим

$$\varphi(x) = 1 + x + \dots + \frac{x^n}{\sqrt{5}} \left[\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^n - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^n \right]$$

Следовательно,

$$u_n = \frac{\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2} \right)^n - \left(\frac{1-\sqrt{5}}{2} \right)^n}{\sqrt{5}} \quad (15)$$

или короче

$$u_n = \frac{\alpha^n - \beta^n}{\sqrt{5}}. \quad (16)$$

В зависимости от значения n (четное или нечетное число) β^n попеременно становится отрицательной или положительной величиной. Поскольку β является правильной дробью, то при повышении степени n значение дроби резко уменьшается. Уже при низких степенях она представляет незначительную величину, которой практически можно пренебречь. Поэтому формулу (15) можно упростить и использовать в следующем виде:

$$u_n = \frac{\left(\frac{1 + \sqrt{5}}{2}\right)^n}{\sqrt{5}} = \frac{\alpha^n}{\sqrt{5}}. \quad (17)$$

Подставляя приближенное значение $\sqrt{5} \approx 2,2361$, получим

$$u_n = \frac{1,6180^n}{2,2361}. \quad (18)$$

Поставив на место показателя n порядковый номер искомого числа и логарифмируя полученное выражение (18), определим числовое значение u_n . По понятной причине полученная величина не точно совпадает с соответствующим числом Фибоначчи—нам приходится округлять ее до ближайшего целого числа.

Вышеизложенных соотношений чисел Фибоначчи вполне достаточно для наших целей. Их можно применить для исследования листорасположения. Как нами упомянуто выше, некоторые ботаники еще с начала прошлого столетия пошли по этому пути [21, 22—24, 37, 42, 44].

Вернемся вновь к ряду циклов спирального листорасположения. При внимательном рассмотрении первых нескольких дробей (1) мы замечаем следующее: хотя формулы циклов и расположены в строго восходящем порядке числителей и знаменателей, однако величина дробей по мере передвижения в ряду слева направо изменяется как бы «колебательно». Наибольшей является первая в ряду дробь $\frac{1}{2}$, а наимень-

шая—вторая— $\frac{1}{3}$. Все последующие дроби занимают промежуточное положение. Третья меньше первой, но больше второй; четвертая больше второй, но меньше третьей; пятая больше четвертой, но меньше третьей и т. д. Этот колебательный характер изменений величины дробей отражается в вышеприведенных уравнениях (9 и 10), где в зависимости от взятого конкретного числа u_n получаем $+1$ или -1 . Так, начиная с третьего члена u_3 , если u_n четный член, то получается $+1$, при нечетном u_n члене -1 . С изменением знака можно встретиться при уравнениях (15, 16).

Для сравнения дробей циклов приведем их к общему знаменателю, переведя в десятичные. С той же целью дроби можно перевести в угловые величины.

Т а б л и ц а

Циклы спирального листорасположения в виде простых и десятичных дробей
с соответствующими углами расхождения

№ п/п	Циклы	Те же в ви- де десятич- ных дробей	Углы расхождения	№ п/п	Циклы	Те же в ви- де десятич- ных дробей	Углы расхождения
1	$\frac{1}{2}$	0,5	180°	6	$\frac{8}{21}$	0,38095	137,14°
2	$\frac{1}{3}$	0,(3)	120°	7	$\frac{13}{34}$	0,38247	137,65°
3	$\frac{2}{5}$	0,4	144°	8	$\frac{21}{55}$	0,38182	137,45°
4	$\frac{3}{8}$	0,375	135°	9	$\frac{34}{89}$	0,38202	137,53°
5	$\frac{5}{13}$	0,38461	138,46°	10	$\frac{55}{144}$	0,38194	137,50°

Картина получается более наглядной, если приведенные в таблице десятичные дроби или углы расхождения расположить в два ряда — циклы с нечетными номерами отдельно от таковых с четными номерами. Ниже приводим десятичные дроби, расположенные в два ряда:

$$\begin{array}{ccccccccc} 0,5 & 0,4 & 0,38461 & 0,38247 & 0,38202 & & & & \\ 0,(3) & 0,375 & 0,38095 & 0,38182 & 0,38194 & & & & (19) \end{array}$$

Рассматривая каждый из двух рядов, верхний или нижний, отдельно, мы видим, что «колебаний» в них уже нет, притом изменения в верхнем ряду идут в нисходящем, а в нижнем — в восходящем порядке. Оба ряда стремятся к общему пределу, который приблизительно равен 0,38197.

Если все приведенные в таблице десятичные дроби расположить в нисходящем порядке, то получим общий ряд из двух частей:

$$\begin{array}{ccccccccccc} \underline{0,5} & 0,4 & 0,38461 & 0,38247 & 0,38202 & \dots & \underline{0,38197} & \dots & & & \\ \dots & 0,38194 & 0,38182 & 0,38095 & 0,375 & & \underline{0,(3)} & & & & (20) \end{array}$$

Каждая из двух частей ряда имеет два предела. По одному пределу находится на концах общего ряда, а третий занимает среднее положение и является общим для обеих частей.

В таком же порядке можно расположить числовые значения углов расхождения, причем крайними будут пределы, характеризующие правую или левую части, соответственно — 180° и 120°. Общим пределом, занимающим срединное положение, будет приблизительно 137,51°.

Число 0,38197 является пределом отношений чисел Фибоначчи (1). Оно имеет и другую особенность: это число является меньшей частью при делении отрезка золотым сечением на два по формуле $x : (1-x) = (1-x) : 1$. Другим, дополняющим, числом будет $1 - 0,38197 = 0,61803$ [11].

Соответствующим меньшей части золотого сечения углом будет $137,51^\circ$, называемый «идеальным углом».

Спираль может быть как правобежной (декстральной), так и левобежной (синистральной). А. Браун указывает на факт равного количества особей с тем или другим направлением спирали у некоторых видов сосны. Обычно на направление спирали не обращают внимания. Даже принято полагать, что все равно будет ли спираль закручиваться по ходу или против часовой стрелки [14]. Не ставился и такой вопрос—чем обусловливается направление спирали. Пока имеются лишь попытки его решения гелиотропической обусловленностью листорасположения [12]. По этой концепции направление спирали связано с географическим положением местообитания растений. Например, у многих растущих в тропиках видов особи с правобежной или левобежной спиралью встречаются в равных количествах. Среди них бывают даже обоеспиральные особи. В более высоких широтах северного и южного полушарий должны преобладать растения со спиралью одного направления.

Вышеприведенный разбор циклов спирального листорасположения мы проводили на ростовых побегах с более или менее развитыми листьями. Кроме того, мы брали побеги типичные с точки зрения теории единой генетической спирали, удобные для изучения различных циклов. Таких побегов встречается гораздо больше, чем нетипичных. Но если обратиться к морфологии проростков и точек роста, то мы увидим несколько иную картину.

Занявшиеся изучением точек роста исследователи обнаружили, что в расположении зачатков листьев нет ортостих, вернее невозможно провести вдоль длины оси конуса нарастания ортостихи [15, 25, 26], с помощью которых можно было бы разложить этот конус на циклы, т. е. на повторяющиеся по своему строению участки, условно названные нами «метамерами второго порядка». Синнот [11] и другие находят, что отсутствие возможности провести ортостихи ставит под сомнение все выводы о циклах листорасположения, сделанных еще Шимпером. Однако в конусах нарастания мы видим нечто другое, дающее нам право считать высказанное сомнение необоснованным [26, 43]. Дело в том, что при рассмотрении конуса нарастания в поперечной проекции мы все же замечаем спирали, но последние на первый взгляд кажутся как бы другой природы. Эти спирали называются парастихами. Их всегда несколько. Кроме того, не все парастихи идут в одном направлении, а в двух противоположных как по ходу, так и против часовой стрелки. Каждый примордий листа участвует не менее чем в двух, притом противоположно закручивающихся парастихах. Идущие в одном и другом направлениях парастихи составляют разные числа. Наконец, что особенно важно с точки зрения разбираемого вопроса, числа этих спиралей являются числами Фибоначчи, т. е. парастих бывает 3, 5, 8, 13 и т. д.

Приблизительно такую же картину можно наблюдать на шишках сосны, ели и других хвойных деревьев, особенно ясно видную на их мор-

фологически нижних частях [17, 20]. Хорошим примером являются также соплодия ананаса. Парастихи ясно намечаются на корзинках подсолнечника и некоторых других сложноцветных. В этих случаях мы имеем дело с цветами или плодами, но ведь их положение на осях зависит от положения кроющих листьев, так что в итоге опять фигурирует листорасположение. Как на конусах нарастания, так и на шишках хвойных, соплодиях ананаса и корзинках сложноцветных пара чисел парастих являются соседними в ряду чисел Фибоначчи (2). Следовательно, их отношениями, представленными в виде простых, правильных дробей будут

$$\frac{3}{5} \quad \frac{5}{8} \quad \frac{8}{13} \text{ и т. д.} \quad (21)$$

Эти дроби не равны дробям, выражающим циклы листорасположения, уже потому, что при (1) имеются отношения чисел Фибоначчи через одно в ряду, а здесь (21) соседних членов ряда.

Превращая простые дроби (21) в десятичные, можно заметить, что их значения стремятся к 0,61803, т. е. к большей из двух частей, получаемых при золотом сечении. Ясно видно, что парастихи также расположены принципиально по тем же математическим закономерностям, что и листья на оформленных побегах. По всей вероятности, при развитии побега из конуса нарастания парастихи растягиваются, как бы раскручиваются, и перестают быть ясно заметными. Нет ничего удивительного, если при дальнейшем оформлении побега появится возможность провести ортостихи. Поскольку оси шишек, корзинок, укороченных побегов не вытягиваются, то у них ясно различимые ортостихи не появляются.

Рассмотрев самую нижнюю часть проростка, мы увидим, что первые два видоизмененных листа (семядоли) у двудольных растений даже с очередными листьями, как правило, расположены супротивно. Иногда первые после семядолей листья также «нарушают» присущий виду цикл: часто они бывают расположены супротивно или угол расхождения бывает другим, чем на развитых побегах.

Еще в первой половине прошлого столетия братья Браве, физик и ботаник, выразили несогласие с некоторыми пунктами теории Шимпера [22—24]. Между прочим, они указали на наличие других серий циклов, правда, встречаемых редко, но тоже построенных по принципу таких же рекуррентных отношений. Таковыми сериями являются:

$$\begin{aligned} 1) \quad & \frac{1}{3} \quad \frac{1}{4} \quad \frac{2}{7} \quad \frac{3}{11} \dots \text{ с предельным углом расхождения} \\ & \frac{5 \pm \sqrt{5}}{10} = 99,52^\circ. \\ 2) \quad & \frac{1}{4} \quad \frac{1}{5} \quad \frac{2}{9} \quad \frac{3}{14} \dots \frac{7 \pm \sqrt{5}}{22} = 77,95^\circ. \quad (21) \end{aligned}$$

Долго было распространено мнение, что листорасположение имеет приспособительное значение и будто бы оно служит для целесообразного распределения в пространстве светоулавливающей поверхности растения, главным образом листовых пластинок. Хотя правильное расположение листьев по стеблю и благоприятствует лучшему их освещению солнечным светом, все же эти два явления не связаны в единой системе.

Так, будет ли цикл $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ или $\frac{5}{13}$ почти никакого значения не имеет

для интенсивности освещения листьев, так как во всех трех случаях углы расхождения листьев различаются незначительно. О циклах высших порядков и говорить не приходится.

Для приспособления листьев к наилучшему освещению солнечными лучами, в «распоряжении» растений имеются гораздо более действенные способы—рост побегов в длину в зависимости от силы света, удлинения черешков по той же причине, фототропические изгибы, изменение положения хлоропластов в клетках ассимиляционной паренхимы при усилении и ослаблении освещения и т. д. Здесь мы в праве говорить о функциональной зависимости наилучшей освещенности ассимиляционной поверхности растений от перечисленных аргументов.

Безусловно, функциональная (в математическом понимании) связь имеется также у циклов листорасположения, но она филогенетического порядка. Они являются морфологическими признаками, характеризую-

щими те или другие таксоны. Первый цикл в ряду $\frac{1}{2}$ характерен для

злаков, второй $\frac{1}{3}$ — для осоковых. Цикл $\frac{2}{5}$ очень распространен и

встречается наиболее часто. $\frac{3}{8}$ характерен для многих древесных и

травянистых растений. $\frac{5}{13}$ встречается редко. Циклы высших порядков

для целей диагностики растений мало пригодны и приходится довольствоваться указанием лишь на тип листорасположения, может быть с добавлением слов — «цикл высшего порядка». Здесь речь идет о спиральном листорасположении. О гораздо простых циклах супротивного и мутовчатого листорасположения сказано выше.

Оба типа листорасположения—спирального и супротивно-мутовчатого и все их формы у семенных растений связаны как филогенетически, так и иногда онтогенетически.

Высказано мнение, что у наиболее примитивных по происхождению семенных растений листорасположение, как правило, очередное и лишь у позднее возникших таксонов оно может быть также мутовчатым [60].

В онтогенезе некоторых растений можно проследить изменение листорасположения по стеблю снизу вверх от очередного к мутовчатому, притом вначале с двумя листьями в мутовке, а затем и с большим их количеством [4, 5]. Иногда наблюдаются ретенции [3].

Часто бывают нарушения типа листорасположения на отдельных ветках [57]. Это особенно часто наблюдается на кустарниках и полукустарничках, интродуцированных из более южных широт и содержащихся у нас в тепличных условиях, например, на абелии, мирте, колеусе, бермерии, олеандре и других. Здесь можно видеть увеличение числа листьев в узле с 2 до 3 и 4, с 3 до 4-х, а затем уменьшение до 2 [1]. В некоторых случаях, например, у фуксии, характеризующейся двухлистной мутовкой, последняя нарушается и иногда переходит в другой тип или в другую форму того же типа, но в определенной фазе в годичном цикле развития.

Редко у растений с двухлиственными мутовками появляются побеги с очередным листорасположением. Такой случай мною наблюдался у бермерии [2]. Эти случаи мы склонны считать атавизмом.

В отношении изменчивости листорасположения интересным является жень-шень. У этого растения обычно имеется одна многолистная мутовка, или, по Грушевицкому, розетка листьев. Однако попадаются особи с двухлистной мутовкой, с несколькими мутовками, с очередным и смешанным листорасположением [9].

Все измененные типы и формы листорасположения, как бы они ни толковались, нуждаются в дальнейшем изучении.

Спиральное расположение отдельных частей по характерным циклам, подобным членам ряда (1), встречаются не только в мире растений. Много случаев описано также из мира животных. Так, еще Швенденер упоминает о подобном же расположении чешуй у рыб и пресмыкающихся. Итерсон приводит примеры из класса фораминифер сем. *Miliolinae* со спиральным расположением камер раковины по циклам $2/5$ и др. Здесь также наблюдаются как ортостихи, так и парастихи [37].

Но что особенно важно с точки зрения разбираемого вопроса, эта же закономерность встречается в неживой природе. Речь идет о внутреннем строении кристаллов. В нем усматриваются черты, напоминающие симметрию листорасположения. Спиральным получается след перемещений магнитного полюса Земли. Спиральная форма наблюдается в космических туманностях.

Таким образом, «спиральная тенденция» присуща обоим мирам природы—живому и неживому. О спиральности (в переносном смысле) говорится и касательно развития общественного строя. Следовательно, спиральность—общее свойство материи на всех ступенях ее развития. Генетическая (производящая), или логарифмическая, спираль листорасположения — одно из выражений этого свойства.

Поступило 19.V 1967 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ՏԵՐԵՎԱԳԱՍԱՎՈՐՈՒԹՅՈՒՆ ԵՎ ՖԻԲՈՆԱԶՈՒ ԹՎԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Տերևադասավորությունը (ֆիլոտաքսիս) հնուց հետաքրքրում է բուսաբաններին: Արդեն մեր թվարկության առաջին դարում հայտնի էր, որ տերևադասավորության երկու հիմնական տիպեր կան՝ հերթական կամ պարուրաձև և հակադիր-օղակադիր: Վերջին մեկ և կես դարում կատարված հետազոտությունները ցույց են տվել, որ երկրորդը ծագել է առաջինից: Տերևադասավորման ուսումնասիրության ժամանակ հենց սկզբից դիմել են երկրաչափական և թվաբանական հասկացությունների: Պարզվել է, որ հերթական տերևադասավորության դեպքում ցողունի շուրջը պարուրում է մեկ պտուտակաձև գիծ՝ գեներտիկական (առաջացնող) կամ լոգարիթմական պարույր, որի ուղղությամբ և դասավորվում են տերևները: Տերևադասավորության մաթեմատիկական հետազոտությամբ զբաղվել են XIX դարի առաջին կեսում, որի հետևանքով ըստացվել է նրա տարբեր ցիկլերն արտահայտող հասարակ կոտորակների շարքը (1): Պարզվել է, որ այդ թվաշարքն ուսումնասիրել է XIII դարի մաթեմատիկոս Ֆիբոնաչին (2): Այդ թվաշարքի անդամների միջև կան ռեկուրենտ (հետադարձ) հարաբերություններ. յուրաքանչյուր թիվ, սկսած երրորդից, կազմում է նախորդ երկուսի գումարը: Այդ նույնը երևում է նաև (1) շարքում: Հոդվածում բերվում են Ֆիբոնաչու թվերի ռեկուրենտ հարաբերություններն արտահայտող և կոնկրետ թվերը որոշող մի շարք բանաձևեր (3—18):

Չնայած որ (1) շարքում ցիկլերն արտահայտող կոտորակները դասավորված են նրանց համարիչների և հայտարարների աճման կարգով, սակայն կոտորակները իրենց մեծություններով անընդհատ շարք չեն կազմում: Ամենամեծ կոտորակն է $\frac{1}{2}$ -ը և ամենամիտքը՝ նրան հաջորդող $\frac{1}{3}$ -ը: Մնացածները դասավորվում են նրանց միջև տատանողաբար, երրորդը ավելի մոտ է առաջինին, չորրորդը՝ երկրորդին, ինչպես դա երևում է աղյուսակից և (19) կրկնաշարքից: (20) շարքից երևում է, որ (1) թվաշարքն ունի երեք սահման, դրանք են (տասնորդական կոտորակների վերածած)՝ 0,5, 0,3, որոնք բացված (20)-ի ծայրերին են գտնվում, և 0,38197 (մոտավոր մեծություն), դեպի որը ձգտում է (1) թվաշարքի կոտորակների մեծությունը: Ինչպես հայտնի է, այդ թիվը ոսկյա հատվածի երկու մասերից փոքրն է: Այլ դեպքերում (կոների թեփուկների, արևածաղկի սերմիկների դասավորություն) հանդիպում ենք ոսկյա հատվածի մյուս՝ մեծ մասին 0,61803:

Հերթական կամ պարուրաձև տերևադասավորության ցիկլերը ֆիլոգենետիկ բնույթ են կրում և սիստեմատիկ նշանակություն ունեն: Բուսական աշխարհում կաթնի է հանդիպել տերևադասավորության օնտոգենետիկ փոփոխությունների, տաքսոնի համար բնորոշ տիպի շեղումների, ատավիզմի դեպքերի և այլն, որոնք դեռ շատ սակավ են ուսումնասիրված:

Պարուրաձև դասավորությունը հատուկ է նաև կենդանական աշխարհին: Ինչպես նաև անկենդան բնությանը: Նույնիսկ հասարակական զարգացման պատմությունն ունի պարուրային բնույթ: Պարուրայնությունը մատերիայի ընդհանուր հատկություն է նրա զարգացման բոլոր աստիճաններում: Տերևա-

դասավորության գեներիկական (առաջացնող) կամ լոգարիթմական պարույրա-
այդ հատկության արտահայտություններին մենք է:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 1, 1—2, стр. 35—41, 1944.
2. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 1, 4, стр. 5—8, 1944.
3. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 2, 1, стр. 21—23, 1945.
4. Араратян А. Г. Изв. АН АрмССР (естест. науки), 2, стр. 17—31, 1945.
5. Араратян А. Г. ДАН АрмССР, 3, 5, стр. 145—149, 1945.
6. Бекетов А. Энциклопедический словарь (изд. Брокгауз-Ефрон), кн. 34, т. XVIII, стр. 751—753, 1896.
7. Воробьев Н. Н. Числа Фибоначчи, стр. 71, 1964.
8. Гёте Иоган Вольфганг. Избранные сочинения по естествознанию. 1957.
9. Грушевицкий И. В. Сообщения дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова АН СССР, 7, стр. 39—47, 1955.
10. Леонардо да Винчи. Избранные естественнонаучные произведения. Ботаника, стр. 835—867, 1955.
11. Синнот Э. Морфогенез растений, 1963.
12. Смирнов Л. А. Ботанический журнал, т. 35, вып. 4, стр. 394—398, 1950.
13. Феофраст. Исследование о растениях, стр. 38, 1951.
14. Allard H. A. Journ. Agr. Res., 73, pp. 237—242, 1946.
15. Barthelmess A. Bot. Arch., 37, s. 207, 1935.
16. Barthelmess A. Planta, 43, ss. 393—410, 1954.
17. Beal W. J. Amer. Nat., 7, pp. 449—453, 1873.
18. Bilhuber E. Bot. Arch., 35, ss. 188—250, 1933.
19. Bonnet Ch. Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes, 1754.
20. Braun A. Nova Acta ph. med. Acad. Cesar. Leop. Carol. Nat. Curiosorum, 15, ss. 195—401, 1831.
21. Braun A. Flora, 35, s. 145, 1835.
22. Bravais A. Journ. de l'Ecole Polytechnique, 19, 33, p. 1, 1850.
23. Bravais L., Bravais A. Ann. Sci. Nat., Série II (Bot.), 7, pp. 42—109, 1837.
24. Bravais L., Bravais A. Ann. Sci. Nat. (Bot.), 1838.
25. Browne Th., The Garden of Cyrus. Treatise of quincunx, 1658.
26. Camefort H. Ann. Sci. Nat. (Bot.), 11, 17, pp. 1—185, 1956.
27. Candolle A.—P. de. Organographie végétale, 1827.
28. Church A. H. On the relation of Phyllotaxis to mechanical laws, 1903.
29. Church A. H. Bot. Mem. Oxford Univ., 6, p. 58, 1920.
30. Cuenod A. Bull. Soc. Bot. Fr., 85, p. 698, 1938.
31. Goebel K. Organographie der Pflanzen, 1928.
32. Goethe J. W. von. Über die Spiraltendenz der Vegetation, 1831.
33. Grew N., The Anatomy of Vegetables, 1682.
34. Groom P. Phil. Trans. Roy. Soc. of London, B, 200, p. 57, 1908.
35. Hirmer M. Zur Lösung des Problem der Blattstellungen, 1922.
36. Hofmeister W. Allgemeine Morphologie der Gewächse, Hand. der physiolog. Botanik, 1, 1868.
37. Iterson G. van. Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen, 1907.
38. Kny L. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 16, s. 60, 1898.
39. Malpighi M. Anatomies plantarum idea, 1675.
40. Plantefol L. Ann. Sci. Nat. Bot. et Biologie végétale, 7, pp. 153—229, 8, pp. 79—149, 1948.
41. Priestly J. H. and Scott L. J. Biol. Rev., 8, 1933.
42. Richards F. J. Soc. Exp. Bioll. Symp., 2, pp. 217—245, 1948.

43. Richards F. J. Phil. Trans. Roy. Soc., B. **235**, pp. 509—564, 1950.
44. Schimper C. F. Verhandl. Schweiz. Ges., ss. 113—117, 1836.
45. Schoute J. C. Res. Trav. Bot. Neerl., **10**, ss. 153—325; 1913, **11**, ss. 95—193, 1914.
46. Schumann K. Morphologische Studien, **1**, 74 s. 1892.
47. Schwendener S. Über die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. 1875.
48. Schwendener S. Mechanische Theorie der Blattstellung, 1878.
49. Schwendener S. Sitz.—Ber. Berl. Acad. ss. 645—665, 1895.
50. Snow R. Phil. Trans. Roy. Soc. B. **235**, pp. 291—310, 1950.
51. Snow R. Endeavour, **14**, pp. 190—199, 1955.
52. Snow M., Snow R. Biol. Rev., **9**, pp. 132—137, 1934.
53. Snow M., Snow R. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B. **225**, pp. 63—94, 1935.
54. Snow M., Snow R. New. Phytol. **36**, pp. 1—18, 1937.
55. Snow M., Snow R. Proc. Roy. Soc. London, B. **139**, pp. 546—566, 1952.
56. Voh R. von. Flora, **125**, p. 83, 1930.
57. Weisse A. Ber. d. deutsch. bot. Ges., **17**, s. 343, 1899.
58. Wardlaw C. W. Ann. Bot., n. s., **12**, pp. 97—109, 1948.
59. Wardlaw C. W. Ann. Bot., n. s., **13**, pp. 163—198, 1949.
60. Zimmerman W. Jahr. Wiss. Bot., **81**, ss. 299—326, 1935.