

УДК 581.41

Филлотаксис: расположение листьев на горизонтальной ветке и кристаллографические бордюры

Ю. Л. Войтеховский*, А. Д. Гунченкова

*Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
г. Санкт-Петербург, Россия;

e-mail: vojtehovskijj@herzen.spb.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5380-9191>

Информация о статье Реферат

Поступила
в редакцию
23.01.2024;

получена
после доработки
05.03.2024;

принята
к публикации
29.03.2024

Ключевые слова:

филлотаксис,
лист и ветка,
упорядочение,
симметрия,
кристаллография,
систематика
и иерархия бордюров

Для цитирования

Филлотаксис – упорядоченное расположение листьев на стеблях и ветках растений. Естественная причина такого расположения состоит в том, что каждый вид в ходе эволюции решал задачу оптимизации светового потока, достигающего каждого листа и обеспечивающего фотосинтез. Найденный оптимум закрепляется в генотипе и становится видовым фенотипическим признаком. В научном исследовании он фиксируется с достоверностью, допускающей малые флуктуации, присущие формам растений под влиянием среды. Для описания расположения листьев применяются методы кристаллографии. В ходе исследования предложено описывать расположение листьев на горизонтальной ветке и вертикальном стебле, применяя в первом случае теорию кристаллографических бордюров, во втором – винтовых осей. При описании расположения листьев на горизонтальной ветке теоретически непротиворечивыми оказались семь типов кристаллографических бордюров; рассмотрена номенклатура типов по порождающим операциям симметрии, однозначно фиксирующей ортогональное приращение симметричного листа (ПТ, СТ, РПТ, ПТ*) и косое – симметричного и асимметричного (Т, Т*, РТ); установлены их ботанические прототипы. Расположение листьев у многих растений не описывается предложенным аппаратом (они оптимизируют световой поток иначе), что ориентирует ученых на поиск более глубоких закономерностей и способов математического описания.

Войтеховский Ю. Л. и др. Филлотаксис: расположение листьев на горизонтальной ветке и кристаллографические бордюры. Вестник МГТУ. 2024. Т. 27, № 2. С. 119–125. DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2024-27-2-119-125>.

Phyllotaxis: Leaf arrangement on a horizontal branch and crystallographic borders

Yury L. Voytekhovsky*, Anastasiya D. Gunchenkova

*A. I. Herzen Russian State Pedagogical University, Saint Petersburg, Russia;
e-mail: vojtehovskijj@herzen.spb.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5380-9191>

Article info

Received
23.01.2024;

received
in revised
05.03.2024;

accepted
29.03.2024

Key words:

phyllotaxis,
leaf and branch,
ordering,
symmetry,
crystallography,
systematics and
hierarchy of borders

Abstract

Phyllotaxis is an orderly arrangement of leaves on plant stems and branches. The natural reason of this arrangement is that each species based on the habitat conditions in the course of evolution in one way or another solved the problem of optimising the light flux reaching each leaf and providing photosynthesis. The found optimum was fixed in the genotype and became a species phenotypic trait. In a scientific study, it should be recorded with a reliability that allows for small fluctuations inherent in plant forms under the influence of the environment. Crystallography methods are used to describe the arrangement of leaves. In the course of the study, it has been proposed to describe the arrangement of leaves on a horizontal branch and a vertical stem using the theory of crystallographic borders in the first case, and helical axes – in the second. When describing the arrangement of leaves on a horizontal branch, seven types of crystallographic borders turned out to be theoretically consistent. The nomenclature of types according to the generating operations of symmetry is considered unambiguously fixing the orthogonal increment of a symmetrical sheet (PT, ST, RPT, PT*) and oblique – symmetrical and asymmetrical (T, T*, RT); their botanical prototypes have been established. The arrangement of leaves in many plants is not described by the proposed apparatus (they optimize the light flux differently), which guides scientists to search for deeper patterns and methods of mathematical description.

For citation

Voytekhovsky, Yu. L. et al. 2024. Phyllotaxis: Leaf arrangement on a horizontal branch and crystallographic borders. *Vestnik of MSTU*, 27(2), pp. 119–125. (In Russ.) DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2024-27-2-119-125>.

Введение

Филлотаксис – упорядоченное расположение листьев на стеблях и ветках растений. На такое расположение листьев с давних пор обращали внимание наблюдательные ученые. В привычной нам научной форме одним из первых его пытался описать Леонардо да Винчи на рубеже XV–XVI вв. И. Кеплер в 1611 г. упоминает его в сочинении "О шестиугольных снежинках" (Кеплер, 1982). Ш. Бонне в 1754 г. обнаружил в спиральном филлотаксисе некоторых растений золотое сечение. А. Браун в 1830 г. и К. Ф. Шимпер в 1835 г. предприняли систематические измерения. А братья Огюст и Луи Браве в 1837 г. не только связали спиральный филлотаксис с числовыми рядами Фибоначчи, но сформулировали и доказали ряд теорем. В ходе поисков адекватной формы математического описания филлотаксиса ботаники обратили внимание на достижения развивавшейся науки о геометрически правильных формах кристаллов. О. Браве в 1848 г. вывел 14 типов кристаллических решеток (решеток Браве) – фундаментальный результат, описывающий трансляционное упорядочение элементарных ячеек в структуре кристаллов (Браве, 1974).

Естественное объяснение филлотаксиса состоит в том, что каждый вид растения, исходя из условий обитания, в ходе эволюции решал задачу оптимизации светового потока и обеспечения фотосинтеза в каждом листе. Найденный оптимум закреплялся в генотипе и становился видовым фенотипическим признаком. (На феноменологическом уровне локальный энергетический оптимум в расположении атомов также транслируется по всему кристаллу.) В научном исследовании этот признак нужно зафиксировать с достоверностью, допускающей малые флуктуации, присущие формам растений под влиянием среды. Но на практике до сих пор используются вербальные описания прирастаний листьев на стебле и ветке: очередное, супротивное, кососупротивное, кольчатое, мутовчатое и т. д. (Горянинов, 1841; Ванин, 1967; *Иллюстрированный определитель...*, 2006; *Атлас...*, 2010; Шишкин, 2020; Пескова, 2022). Если винтовой филлотаксис на стебле описывается с использованием указанной выше математической теории (по сути, сводящейся к винтовым осям разрешенных и запрещенных в кристаллографии рациональных и даже иррациональных порядков), то для листьев на горизонтальной ветке дело заканчивается применением только вербального описания. Между тем для этого случая целесообразно использовать теорию кристаллографических бордюров.

В настоящем исследовании рассматривается описание расположения листьев на горизонтальной ветке и на вертикальном стебле с применением в первом случае теории кристаллографических бордюров, во втором – теории винтовых осей.

Кристаллографические бордюры

В кристаллографии бордюром называется линейно упорядоченный (ритмично повторяющийся) односторонний орнамент (Шубников, 1940; Вайнштейн, 1979). Каждый бордюр состоит из одинаковых кластеров, полученных из асимметричного элемента одной или несколькими операциями симметрии, совместимыми с односторонней полосой: продольной плоскостью P , поперечными плоскостями Π , центрами инверсии C на их пересечении, конечной трансляцией T и плоскостью скользящего отражения T^* (композицией T и отражения в P на половине шага трансляции). Теория сводится к тому, чтобы исходный асимметричный элемент размножить в бордюр всеми возможными комбинациями указанных операций. В двух простейших случаях исходный элемент порождает бордюры операциями T и T^* . Доказано, что возможны бордюры всего 7 типов (рис. 1, а).

Данный факт может показаться невероятным ввиду огромного разнообразия линейных орнаментов, окружающих нас в природе и дизайне. Но причина кроется в устройстве исходного элемента, по традиции обозначенного на рис. 1 асимметричным треугольником. Сплошными линиями на рис. 1 показаны направление трансляции T , совпадающий с ним след P и плоскости Π в кластере; штрихами – дополнительные плоскости Π , появляющиеся между кластерами в силу геометрических теорем. Черными кружками показаны центры инверсии C в кластерах, белыми – дополнительные центры инверсии между ними. Каждый бордюр содержит минимально достаточный или полный список операций симметрии (Войтеховский, 2020).

Наборы элементов симметрии в бордюрах соподчинены нетривиальным образом (рис. 1, б). Соподчинение легко установить при сравнении названий. Следует иметь в виду, что операция T входит в T^* , а T^* – в композицию PT . По стрелкам от высшей группы симметрии PTT (полное название $PTCT$, центр инверсии C появляется автоматически на пересечении P и Π ; аналогично, бордюр PT^* имеет второе название CT^*) можно разными путями спуститься к низшей группе T – самой простой в схеме, но в математическом смысле нетривиальной. Иерархия подгрупп любой математической группы (в нашем случае – группы симметрии) должна завершаться тривиальной группой E (ничего не меняющей, подобно 1 при умножении чисел). В нашем случае она отвечает не бордюру, а любому неупорядоченному узору. Необходимо указать на это обстоятельство потому, что оно имеет очевидную ботаническую интерпретацию –

незакономерное (не отвечающее ни одному из бордюров, представленных на рис. 1) расположение листьев на ветке.

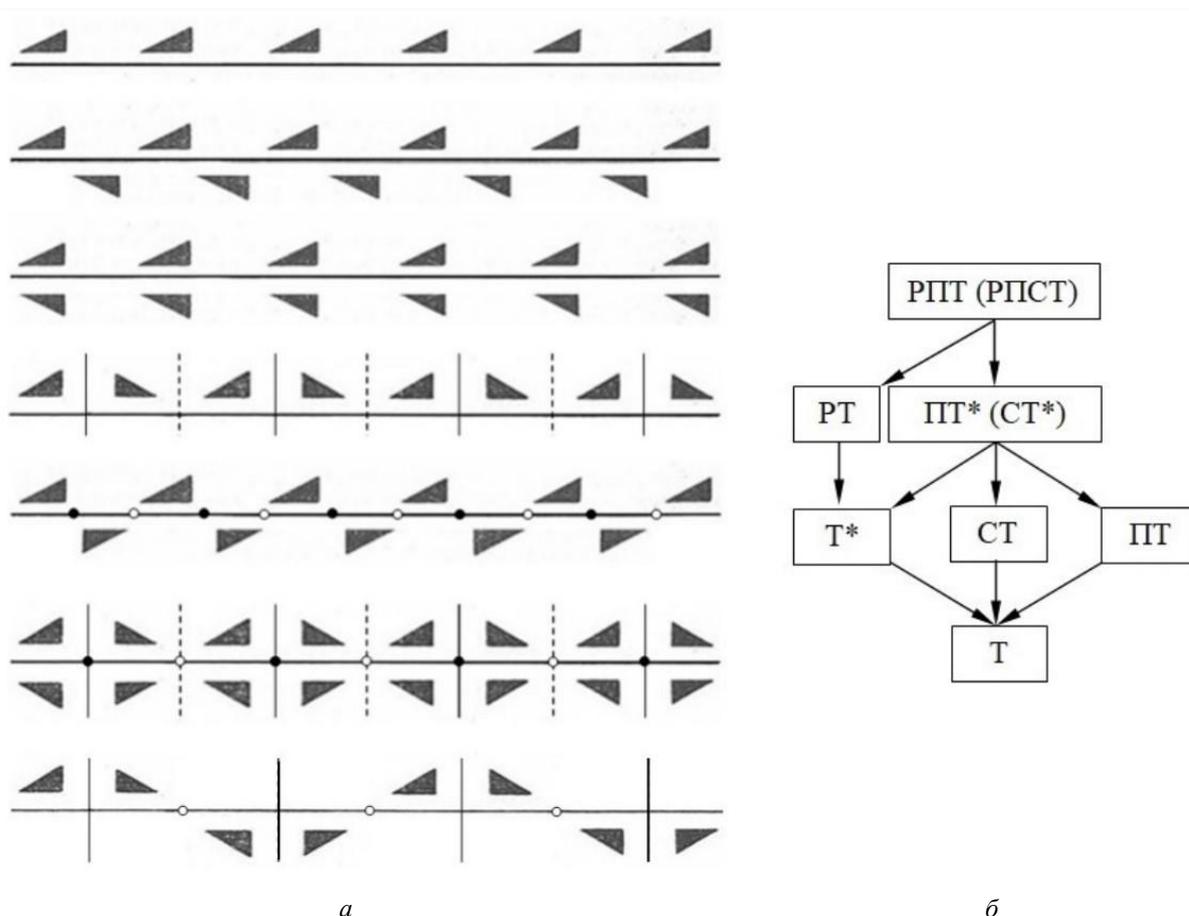


Рис. 1. Типы бордюров (*a*; сверху вниз): Т, Т*, РТ, ПТ, СТ, РПТ(РПСТ), ПТ*(СТ*); иерархия групп симметрии бордюров (*б*)
 Fig. 1. *a* – 7 types of borders (from top to bottom): Т, Т*, РТ, ПТ, СТ, РПТ(РПСТ), ПТ*(СТ*); *б* – hierarchy of border symmetry groups

Ботанические бордюры

Кристаллографические бордюры – односторонние орнаменты. Именно это позволяет использовать их для описания ритмичных расположений листьев (у которых верхняя, т. е. обращенная к солнцу, сторона радикально отлична от нижней) на горизонтальной ветке, когда все они условно лежат в одной плоскости. Но и здесь возможны варианты: (1) лист прирастает косо к ветке по ходу ее роста, и тогда неважно, он симметричен или асимметричен; (2) лист ортогонален к ветке, и тогда важно, он симметричен (2а) или асимметричен (2б). Случай (1) согласуется с бордюрами Т, Т* и РТ (рис. 2). (Черным цветом показан лист, с которого начинается построение бордюра.) Другие варианты противоречивы – в них правильное прирастание листа сочетается с обратным. В случае (2а) лист состоит из двух асимметричных половинок, связанных плоскостью П, и с точки зрения теории кристаллографических бордюров должен рассматриваться как кластер. Он сочетается с бордюрами ПТ, ПТ*, СТ и РПТ (рис. 3). Бордюры ПТ* и СТ очень похожи. Но в ПТ* каждый нижний/верхний лист прирастает строго посередине (между верхними/нижними). В СТ кластер из двух противоположно ориентированных листьев транслируется на некоторый (произвольный) шаг. Случай (2б) с точки зрения симметрии сводится к случаю (1).

На рис. 1, б показано, что бордюры различаются по степени симметричности, обычно сопоставляемой с совершенством организации. Но если в кристаллографии это не приносит смысловых искажений, то в ботанике может быть рискованно, а то и недопустимо. Эволюционные стратегии современных растений столь сложны, что, скорее всего, их морфологию нельзя выстраивать на восходящей лестнице совершенства, ориентируясь только на симметрию расположения листьев. Очевидное и, пожалуй, достаточное применение предлагаемого подхода – фиксация таких расположений, если они существуют, в рамках строгой конечной систематики.

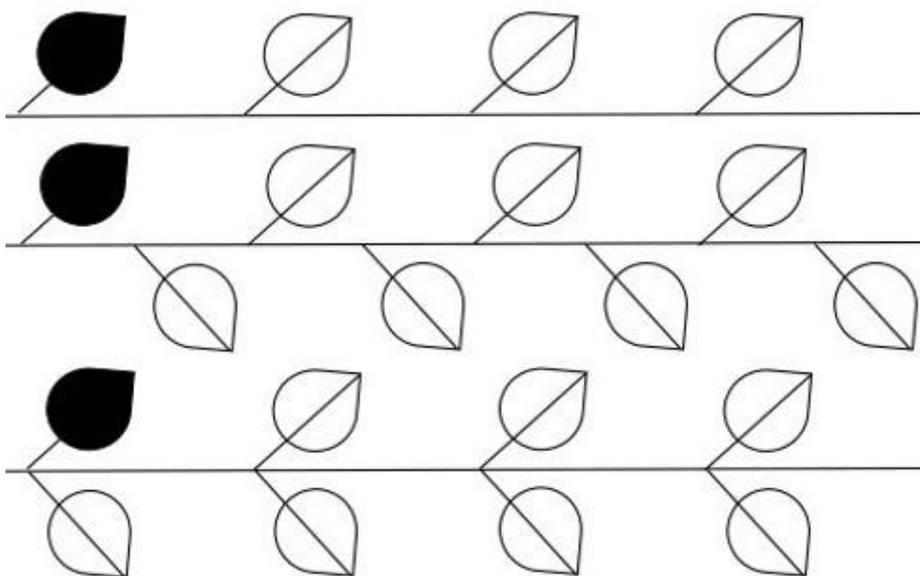


Рис. 2. Симметричный лист, косое соединение с веткой: (сверху вниз) Т, Т* и РТ
Fig. 2. Symmetrical leaf, obliquely connection to the branch. From top to bottom: T, T*, and PT

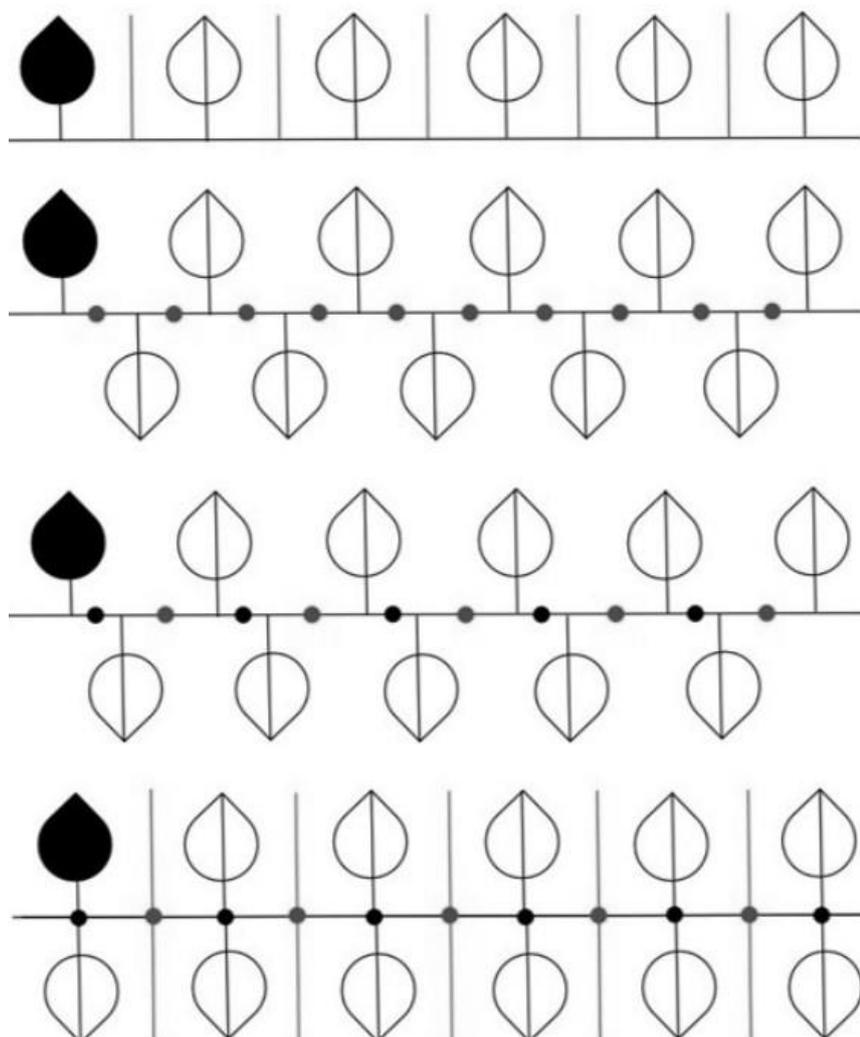


Рис. 3. Симметричный лист, ортогональное соединение с веткой: (сверху вниз) ПТ, ПТ*, СТ и РПТ
Fig. 3. Symmetrical leaf, orthogonal connection to the branch. From top to bottom: ПТ, ПТ*, СТ and РПТ

Реальные прототипы

Оказался несложным поиск реальных прототипов всех ботанических бордюров в парках и ботанических садах Санкт-Петербурга (рис. 4, 5). Заметим, что у хамедореи Зейфрица (рис. 4) за элемент повторяемости объективно следует принять пару листьев, близко прирастающих по разные стороны ветки, но всегда разделенных небольшим интервалом. Более сложная интерпретация состоит в том, чтобы допустить, что изначально листья растут ортогонально ветке (бордюр СТ, рис. 3) и наклоняются к ней по мере роста. Вопрос следует изучить дополнительно. Но весьма показательно и интересно, что точная фиксация ситуации сразу породила вопрос об онтогенезе растения. У вербеника монетного (рис. 5) тип бордюра ПТ принят на том основании, что его мутовки из двух листьев ориентированы всегда вверх и обладают внутренней симметрией, но может быть оспорен. О частоте разных бордюров в мире растений говорить рано. По нашим наблюдениям, тип ПТ наиболее редок, что и не позволило привести более убедительный пример.



Рис. 4. Косое прирастание: (фото автора; слева направо) Т – хамедорея *Chamaedorea seifrizii*;
Т* – кизильник *Cotoneaster sp.*; РТ – церцидифиллум *Cercidiphyllum japonicum*

Fig. 4. Obliquely connection, from left to right: Т – *Chamaedorea seifrizii*;
Т* – *Cotoneaster sp.*; РТ – *Cercidiphyllum japonicum*



Рис. 5. Ортогональное прирастание: (фото автора; слева направо) ПТ – вербеник *Lysimachia nummularia*; ПТ* – кочедыжник *Athyrium filix-femina*;
СТ – замиокулькас *Zamioкулькас zamiifolia*; РПТ – вика *Vicia sepium*

Fig. 5. Orthogonal connection, from left to right: ПТ – *Lysimachia nummularia*;
ПТ* – *Athyrium filix-femina*; СТ – *Zamioкулькас zamiifolia*; РПТ – *Vicia sepium*

Заключение

Для описания расположений листьев на условно горизонтальной ветке непротиворечивыми оказались все типы кристаллографических бордюров. При этом удобная номенклатура по порождающим операциям симметрии однозначно фиксирует ортогональное прирастание симметричного листа (ПТ, СТ, РПТ, ПТ*) или косое – симметричного и асимметричного листа (Т, Т*, РТ). Сбой периодичности в расположении листьев по шагу трансляции Т или отсутствие листа в нужном месте бордюра (если это представляется принципиально важным, а не флуктуацией) должны означать, что природа избрала другой путь рациональности для достижения своей цели – оптимизации светового потока для каждого листа. Этот тип организации выше отмечен как тривиальная группа симметрии. Все варианты ботанических бордюров установлены авторами в природе.

Выше неявно предполагалось, что листья вдоль ветки имеют одинаковый размер. Это в общем не так – в направлении роста ветки их размер уменьшается. И тогда для описания целесообразно применить симметрию подобия (Шубников, 1960). Плоскость симметрии листа, косо ориентированного к ветке, можно рассмотреть как плоскость гомологии (Михеев, 1961). Листья на дугообразной ветке можно описать в терминах криволинейной симметрии (Наливкин, 1925, 1951; Падуров, 1926; Шафрановский, 1979). Для описания расположений листьев на стеблях следует использовать (по сути, уже используются) винтовые оси. Современная кристаллография предоставляет для этого стройную теорию (Вайнштейн, 1979). Наконец, вместо одного листа природа предлагает разнообразные кластеры-мутовки (соцветия, несколько листьев, лист с иглой и т. д.). Считать их элементами бордюра или относить такую организацию к тривиальной группе симметрии – вопрос открытый. В последнем случае важно понять, как природа решила задачу оптимизации светового потока, избежав в расположении листьев кристаллографического порядка.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Библиографический список

- Атлас дикорастущих растений Ленинградской области / сост.: И. А. Сорокина, В. А. Бубырева ; науч. ред.: Е. В. Баранова, П. Г. Ефимов. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 664 с.
- Браве О. Кристаллографические этюды : избранные науч. труды. Л. : Наука, 1974. 419 с.
- Вайнштейн Б. К. Современная кристаллография. В 4 т. Т. 1. Симметрия кристаллов. Методы структурной кристаллографии. М. : Наука, 1979. 383 с.
- Ванин А. И. Определитель деревьев и кустарников. М. : Лесная промышленность, 1967. 236 с.
- Войтеховский Ю. Л. Из опыта преподавания. VI. Симметрия бордюров // Вестник геонаук. 2020. № 8(308). С. 28–31. DOI: <https://doi.org/10.19110/geov.2020.8.4>. EDN: DLRRYV.
- Горянинов П. Ф. Основания ботаники. СПб., 1841. 375 с.
- Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / под ред. А. Л. Буданцева, Г. П. Яковлева. М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2006 (М. : Типография "Наука"). 799 с.
- Кеплер И. О шестиугольных снежинках. М. : Наука, 1982. 192 с.
- Михеев В. И. Гомология кристаллов. Л. : Гостехиздат, 1961. 208 с.
- Наливкин Д. В. Криволинейная симметрия // Кристаллография. Труды Федоровской научной сессии 1949 г. : в 5 т. Л. : ЛГИ, 1951. Т. 1. С. 15–23.
- Наливкин Д. В. Элементы симметрии органического мира // Изв. Биол. научно-иссл. ин-та при Пермском ун-те. 1925. Т. 3, Вып. 8. С. 291–297.
- Падуров Н. Н. О криволинейной симметрии // Записки Российского минералогического общества. 1926. Ч. 55, Вып. 2. С. 314–334.
- Пескова И. М. Деревья и кустарники России : определитель. М. : АСТ, Аванта, 2022. 95 с.
- Шафрановский И. И. Учение о криволинейной симметрии по Д. В. Наливину // Записки Горного института. 1979. Т. 81. С. 55–60.
- Шишкин Б. К. Ботанический атлас. Репринт. М. : ЁЁ Медиа, 2020. 499 с.
- Шубников А. В. Симметрия : (Законы и их применение в науке, технике и прикладном искусстве). М. ; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1940 (Таллин). 176 с.
- Шубников А. В. Симметрия подобия // Кристаллография. 1960. Т. 5, № 4. С. 489–496.

References

- Atlas of wild plants of the Leningrad region. 2010. Eds: I. A. Sorokina, V. A. Bubyreva. Moscow. (In Russ.)
- Bravais, A. 1974. Selected scientific works. Crystallographic etudes. Leningrad. (In Russ.)
- Weinstein, B. K. 1979. Modern crystallography. Vol. 1. Symmetry of crystals, methods of structural crystallography. Moscow. (In Russ.)
- Vanin, A. I. 1967. Identifier of trees and shrubs. Moscow. (In Russ.)

- Voytekhovskiy, Yu. L. 2020. From the experience of teaching. VI. Symmetry of borders. *Vestnik of Geosciences*, 8(308), pp. 28–31. DOI: <https://doi.org/10.19110308/geov.2020.8.4>. EDN: DLRRYV. (In Russ.)
- Goryaninov, P. 1841. Foundations of Botany. Saint Petersburg. (In Russ.)
- Illustrated identifier of plants of the Leningrad region. 2006. Eds: A. L. Budantsev, G. P. Yakovlev. Moscow. (In Russ.)
- Kepler, I. 1982. About hexagonal snowflakes. Moscow. (In Russ.)
- Mikheev, V. I. 1961. Homology of Crystals. Leningrad. (In Russ.)
- Nalivkin, D. V. 1951. Curvilinear symmetry. Crystallography. Proc. Fedorov Sci. Session 1949, Vol. 1, pp. 15–23. Leningrad. (In Russ.)
- Nalivkin, D. V. 1925. Elements of symmetry of the organic world. *Izv. Biol. Sci. Res. Inst. at Perm Univ.*, 3(8), pp. 291–297. (In Russ.)
- Padurov, N. N. 1926. On curvilinear symmetry. *Proc. Russ. Mineral Soc.*, 55(2), pp. 314–334. (In Russ.)
- Peskova, I. M. 2022. Trees and shrubs of Russia. Identifier. Moscow. (In Russ.)
- Shafranovsky, I. I. 1979. The doctrine of curvilinear symmetry by D. V. Nalivkin. *Journal of Mining Institute*, 81, pp. 55–60. (In Russ.)
- Shishkin, B. K. 2020. Botanical atlas. Moscow. (In Russ.)
- Shubnikov, A. V. 1940. Symmetry. Moscow–Leningrad. (In Russ.)
- Shubnikov, A. V. 1960. Symmetry of similarity. *Soviet Physics. Crystallography*, 5(4), pp. 489–496. (In Russ.)

Сведения об авторах

Войтеховский Юрий Леонидович – наб. Мойки, 48, г. Санкт-Петербург, Россия, 191186;
Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
д-р геол.-минерал. наук, профессор;
e-mail: vojtehovskijj@ Herzen.spb.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5380-9191>

Yury L. Voytekhovskiy – 48 Moika Emb., Saint Petersburg, Russia, 191186;
A. I. Herzen Russian State Pedagogical University, Dr Sci. (Geology & Mineralogy), Professor;
e-mail: vojtehovskijj@ Herzen.spb.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5380-9191>

Гунченкова Анастасия Денисовна – наб. Мойки, 48, г. Санкт-Петербург, Россия, 191186;
Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, студент;
e-mail: gunchenkova2000@gmail.com

Anastasiya D. Gunchenkova – 48 Moika Emb., Saint Petersburg, Russia, 191186;
A. I. Herzen Russian State Pedagogical University; Student; e-mail: gunchenkova2000@gmail.com