

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.



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>

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 <i>Costus</i> и <i>Tapeinochilus</i>	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 <i>Silene</i> 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 <i>Proserpinaca</i> и <i>Xanthium</i>	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 <i>Chrysanthemum</i> и <i>Linum</i>	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 $2\langle 6, 13, 19, 32, \dots \rangle$	185
7.3.3.	Последовательность $\langle 3, 14, 17, 31, 48, \dots \rangle$	186
7.3.4.	Последовательность $\langle 3, 8, 11, 19, 30, \dots \rangle$	187
7.3.5.	Последовательность $\langle 3, 7, 10, 17, 27, \dots \rangle$	188
7.4.	Обсуждение выводов	189
7.4.1.	Сбор и обработка данных	189
7.4.2.	Частотность паттерна $\langle 1, 2, 3, 5, 8, \dots \rangle$	189
7.4.3.	Относительная частота появления последовательно- стей $\langle 1, 3, 4, 7, 11, \dots \rangle$ и $2\langle 1, 2, 3, 5, 8, \dots \rangle$	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 мульти- мерии из многопарных нормальных систем с $t = 2$	204

8.5.2.	Вторая гипотеза: происхождение чередующейся муль- тиметрии из аномальных систем	206
8.5.3.	Совмещенные кольца — нормальные многопарные си- стемы	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 <i>Dipsacus</i>	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 услови- ем 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 Мейнхард- та – Гирера	375
ПРИЛОЖЕНИЕ 9. Гиперболические преобразования цилиндрической решетки	379
Литература	382
Именной указатель	446
Предметный указатель	453