

Filotaksja u kaktusów, czyli zabawa natury z liczbami.

Dr Edyta Gola,

Instytut Biologii Roślin, Uniwersytet Wrocławski,
Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław, edytag@biol.uni.wroc.pl

Kaktusy są źródłem nieustannej fascynacji nie tylko hobbystów, miłośników niecodziennych form i kolorów u roślin, ale również przedmiotem obserwacji botaników. Oprócz oczywistych zainteresowań modyfikacjami morfologicznymi, anatomicznymi i fizjologicznymi, będących wyrazem adaptacji kaktusów (i innych sukulentów) do warunków skrajnej suszy, stały się one obiektem badań biologów, matematyków i fizyków zajmujących się zjawiskiem filotaksji.

Filotaksja jako zjawisko

Czym jest filotaksja? Samo słowo pochodzi od greckich słów: *phyllon* – liść oraz *taxis* – układ, ułożenie (elementów), jak również ruch w kierunku (stąd w biologii "taksje") i w języku polskim oznacza "ulistnienie". Sam termin ma szerszy zakres znaczeniowy i odnosi się nie tylko do ułożenia liści na łodydze, ale również do rozmieszczenia innych organów bocznych: np. części kwiatów – pręcików i słupków, samych kwiatów w kwiatostanach – np. w koszyczkach słonecznika, wreszcie struktur powiązanych rozwojowo z liśćmi – np. pąków pachwinowych (bocznych), areol u kaktusów. Regularność ułożenia tych ostatnich (i "brodawek" u *mammillarii*) przyczyniła się do licznych obserwacji, które w sposób niekoniernie świadomy nawiązują do filotaksji. Przejawem tego są podawane w kluczach przy opisach gatunków liczby "krzyżujących się spiral"¹, widocznych na powierzchni u *Mammillaria*, *Dolichothele*, *Coryphantha* i innych kaktusów (Fig. 1). Mimo iż liczby takich spiral są pozornie dowolne, to jednak nie są one przypadkowe i podlegają precyzyjnemu opisowi matematycznemu. Wyjaśnienie, skąd się biorą i czym są te tzw. "krzyżujące się spirale" wynika z prawidłowości rozwoju liści.

Co w takim razie widzimy i możemy "policzyć" u kaktusów, u których zwykle brak jest typowych liści? U sukulentów liściowych sprawa jest względnie

¹ Backeberg C. Die Cactaceae. Die Handbuch der Kakteenkunde. B. III. *Cereoideae* (*Austrocactinae*). (1959). B. V. *Cereoideae* (*Boreocactinae*). (1961). VEB G.Fischer Verlag, Jena; Backeberg C., 1979. Das Kakteenlexikon. Enumeratio diagnostica Cactacearum. 5 wyd. VEB G.Fischer Verlag, Jena; Craig RT., 1945. The *Mammillaria* handbook. Abbey Gard. Press, Pasadena; Rauh W., 1979. Kakteen an ihren Standorten. P.Parley Verlag, Berlin und Hamburg. Także w opisach gatunków Engelmanna [Engelmann G., 1858. United States and Mexican boundary survey.] pojawiają się liczby spiralnie ułożonych brodawek *mammillarii*.

Phyllotaxis in cacti. In other words – nature's play with numbers.

prosta – posiadają liście mniej lub bardziej zmodyfikowane, np. przekształcone do łusek, ale ciągle rozpoznawalne. Natomiast u kaktusów głównie obserwujemy spiralnie ułożone areole i brodawki, uwypuklenia powierzchni, a także mniej lub bardziej pionowo przebiegające żebra. Wszystkie te struktury są z punktu widzenia rozwoju rośliny powiązane ze szczytkowymi liśćmi. Dwie podrodziny kaktusowatych, *Pereskioideae* i *Opuntioideae*², zachowały zdolność do wykształcania liści, są one jednak nietrwałe i bardzo szybko odpadają, zwłaszcza u *Opuntioideae* (Fig. 2). U trzeciej podrodziny, *Cactoideae*, redukcja poszła znacznie dalej i w żadnej fazie rozwojowej nie pojawiają się typowe liście. U nasady liści formowane są pąki boczne, dzięki którym rośliny m.in. rozgałęziają się. Mimo że uspięne pąki boczne są u kaktusów tworzone w pachwinie liści szczytkowych w sposób typowy dla roślin kwiatowych, to jednak ich rozwój jest inny. Tworzą one areole³ – silnie skrócone, zmodyfikowane pędy boczne, na których osadzone są ciernie (przekształcone liście pędów bocznych), glochidy, a często także różnego typu włoski. W areolach również pojawiają się kwiaty, a później rozwijają owoce.

Typy filotaksji

W świecie roślin wyróżnia się kilka sposobów rozmieszczenia liści na łodydze, czyli typów ulistnienia. Są to: filotaksja okółkowa, filotaksja spiralna oraz ich modyfikacje: *distichia* i *multijugie*.

² To tradycyjny podział na podrodziny, por. Wallace RS, Gibson AC., 2002. Evolution and systematics. W: Cacti. Biology and uses. Nobel PS. (ed.). University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. W ostatnich latach wyodrębniła się również podrodziny *Maihuenioideae* i *Blossfeldioideae*, a także *Rhipsalidoideae*.

³ Boke NH., 1944. Histogenesis of the leaf and areole in *Opuntia cylindrica*. Am. J. Bot. 31:299-316; Boke NH., 1952. Leaf and areole development in *Coryphantha*. Am. J. Bot. 39:134-145; Boke NH., 1953. Tubercle development in *Mammillaria heyderi*. Am. J. Bot. 40:233-247; Freeman TP., 1970. The developmental anatomy of *Opuntia basilaris*. II. Apical meristem, leaves, areoles, glochids. Am. J. Bot. 57:616-622; Mauseth JD., Halperin W., 1975. Hormonal control of organogenesis in *Opuntia polyacantha* (Cactaceae). Am. J. Bot. 62:869-877; Anderson EF., 2001. The cactus family. Timber Press, Portland, Oregon. Terrazas Salgado T., Mauseth JD., 2002. Shoot anatomy and morphology. W: Cacti. Biology and uses. Nobel PS. (ed.). University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.

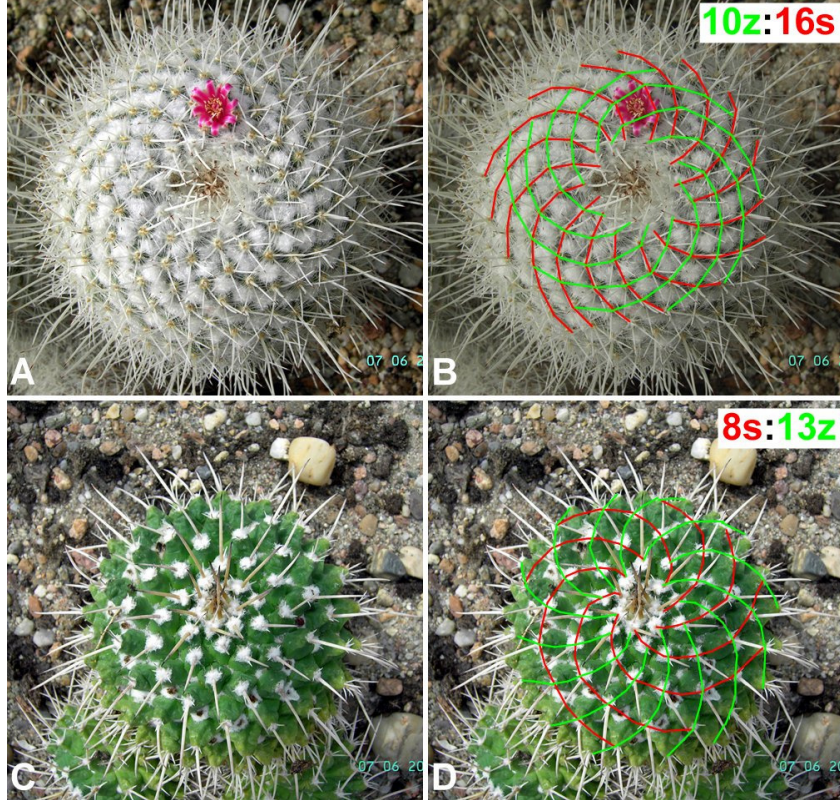


Fig. 1. *Mammillaria geminispina* Haw. var. *geminispina* (A, B) i *M. centricirra* Lem. (C, D). "Krzyżujące się" spiralnie ułożone areole. Wyraźnie widocznych jest 10 spiral nachylonych na prawo (Z-owo), zaznaczonych kolorem zielonym, oraz 16 na czerwono zaznaczonych spiral nachylonych w lewo (S-owo) na zdjęciu B oraz 8 spiral nachylonych w lewo oraz 13 przeciwnie zorientowanych na zdjęciu D.

Fig. 3. Ulistnienie okółkowe, nakrzyżległe, u przedstawicieli rodzaju *Crassula*. W każdym węźle widoczna jest para liści (oznaczonych tymi samymi cyframi) leżących naprzeciw siebie; liście w kolejnym okółku są ułożone prostopadle względem następującej pary. Liście w co drugim okółku leżą wyraźnie nad sobą (B, C) – jeśli połączymy ich nasady uzyskamy pionowe linie, tzw. ortostychy (C). Dla wzoru nakrzyżległego będą to cztery linie. Przykładowe ortostychy pokazane są na zdjęciach C i E.



Fig. 4. Ulistnienie distichiczne u *Gasteria verrucosa* Duval (A, B) i *G. bicolor* var. *liliputiana* (Poelln.) Jaarsv. "Variegata" (C, D). Liście, oznaczone kolejnymi liczbami na zdjęciach C i D, powstają pojedynczo na danym poziomie łodygi, naprzemiennie po dwóch stronach łodygi. Nadaje to charakterystyczny wygląd roślinie, której liście ustawione są wzdłuż dwóch pionowych linii na łodydze - czyli na dwóch ortostychach (B, D).

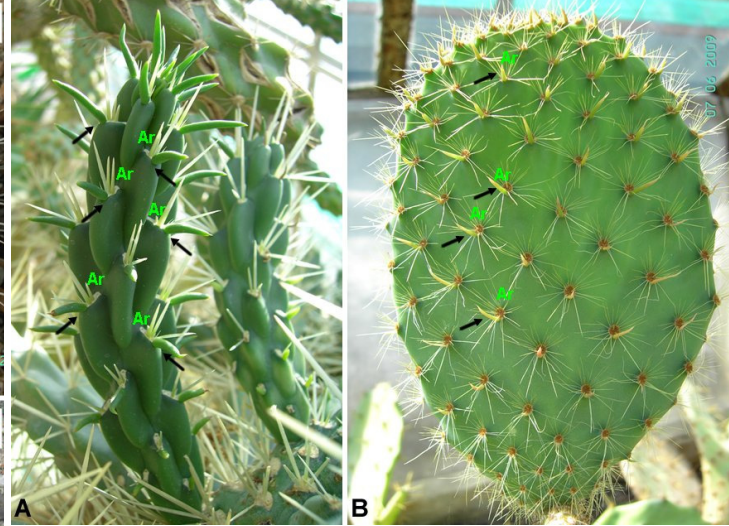


Fig. 2. *Cylindropuntia rosea* (DC.) Backeb. (A) i *Nopalea cochenillifera* (L.) SD. (B). Młode pędy z wyraźnymi liśćmi (wskazanymi strzałkami), w pachwinach których rozwijają się areole (Ar).

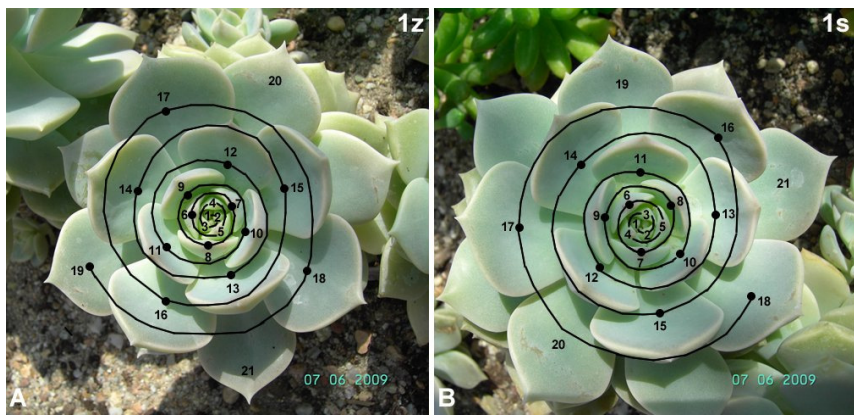


Fig. 5. *x Graptoveria* 'Titubans'. Liście ułożone są na prawoskrętnej (Z-owej; A) lub lewoskrętnej (S-owej; B) spirali ontogenetycznej. Kolejno pojawiające się liście są ponumerowane z najmłodszym liściem oznaczonym numerem jeden.

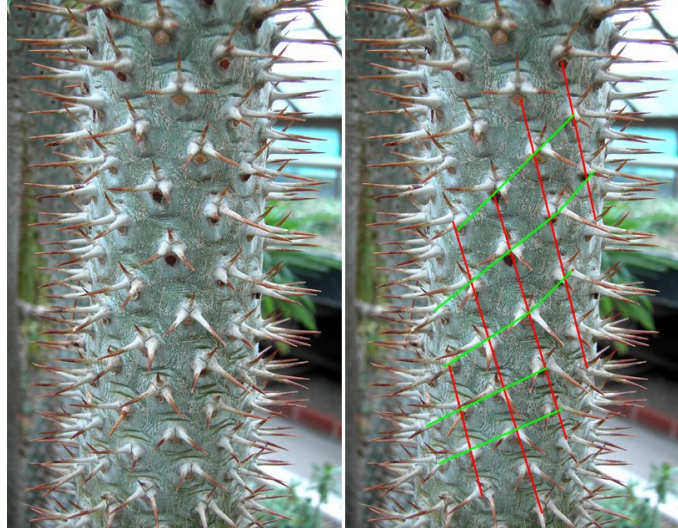


Fig. 7. Powierzchnia boczna pędu *Pachypodium lamerei* Drake. Liście, a właściwie ślady po nich, oraz cierne powstałe z przekształcenia przylistków ułożone są spiralnie na powierzchni łodygi. Przecinające się zbiory spiral (parastyki) określają wzór filotaktyczny. Przykładowe parastyki nachylone na prawo (Z-owe) i na lewo (S-owe) zaznaczone są odpowiednio zielonymi i czerwonymi liniami.

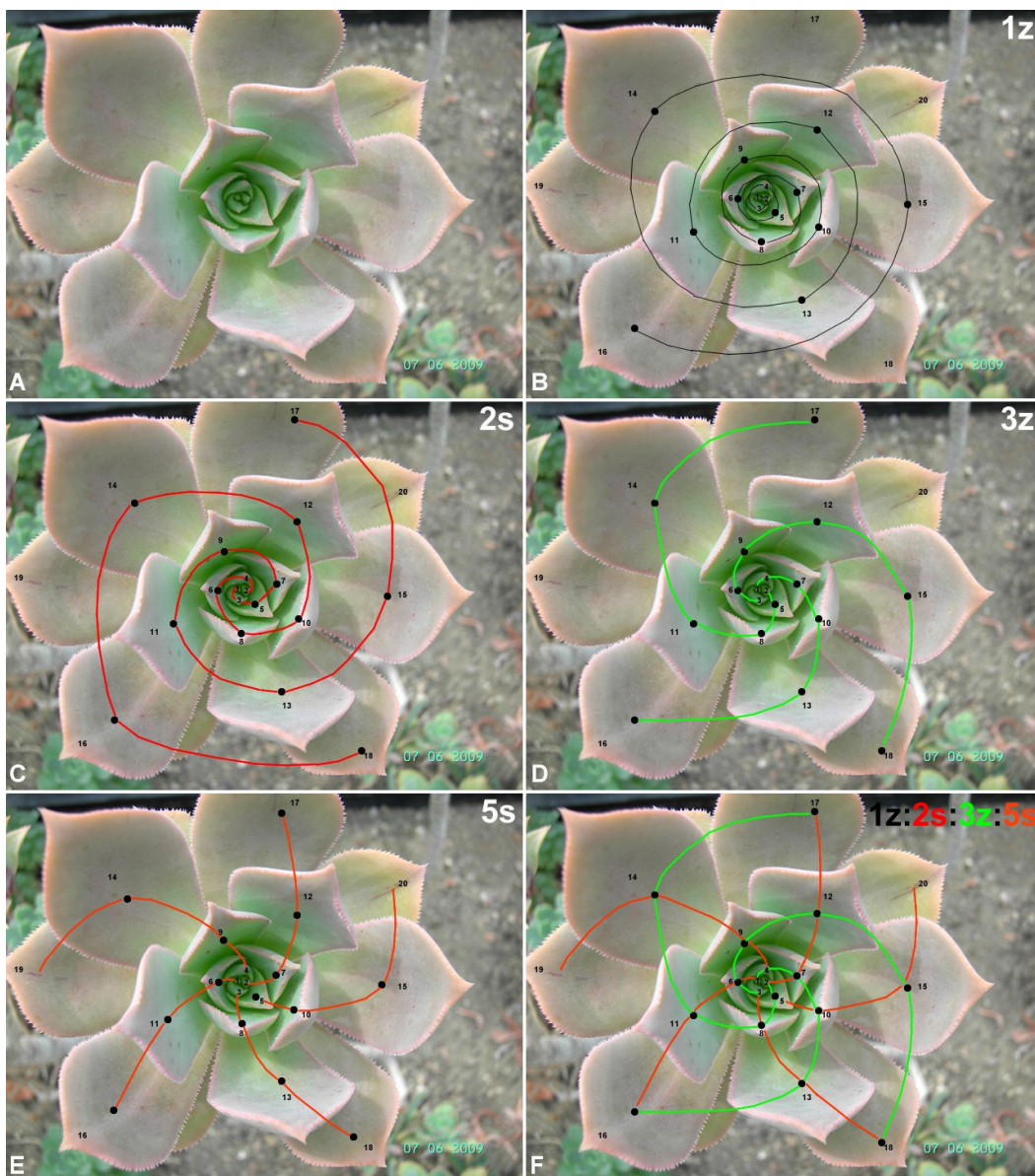


Fig. 6. *Aeonium percarneum* (Murr.) Pit et Proust. Liście są ponumerowane wg kolejności pojawiania się, z najmłodszym widocznym liściem oznaczonym jedynką. Powstają wzdłuż spirali ontogenetycznej (B – czarna linia). Zwinięcie spirali, jak w sprężynie, powoduje, że staje się ona słabo widoczna, natomiast wyraźne stają się wtórne spirale – parastyki. Łączą one co n-ty liść, np. co drugi (C – czerwone linie), trzeci (D – zielone linie) lub co piąty (E – pomarańczowe linie), a ponieważ muszą połączyć wszystkie istniejące liście, to jest ich odpowiednio dwie (C), trzy (D) lub pięć (E). Kolejne grupy spiral – parastyki, mają przeciwne nachylenie: w tym przykładzie spirala ontogenetyczna jest prawoskrętna (Z-owa), zbiór dwóch parastyki jest nachylony na lewo (S-owo), trzech parastyki ponownie na prawo (Z) a pięciu znowu na lewo (S).

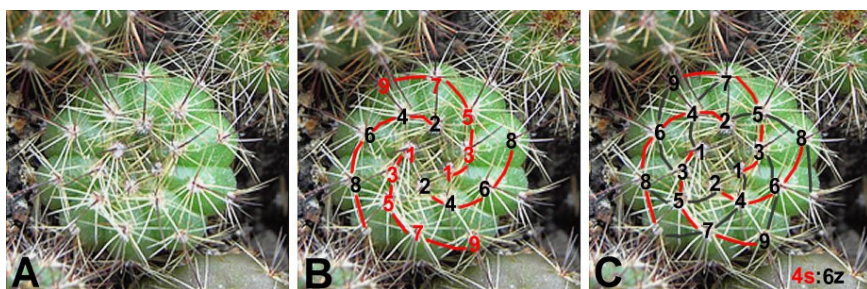


Fig. 8. Młoda roślina *Parodia ottonis* (Lehm.) Taylor z bijugią ciągu Fibonacciego. W bijugii (rodzaj multijugii) liście powstają w parach, ale kolejne okółki są skręcone tak, że liście co drugiego okółka (zaznaczone na zdjęciu B jednym kolorem) nie są nadległe, a łączące je linie nie są pionowe – a więc w przeciwieństwie do typowego ulistnienia okółkowego brak jest ortostych. Wzór, opisany czterema spiralami nachylonymi w lewo i sześcioma w prawo (4s:6z), należy do ciągu 2, 2, 4, 6, 10, 16, ... czyli jest to podwojony ciąg Fibonacciego [2(1, 1, 2, 3, 5, 8,...)].

Filotaksja okółkowa powstaje, gdy więcej niż jeden liść tworzy się w węźle⁴ na danym poziomie łodygi, a liście w kolejnych okółkach są międzygłębłe – znajdują się dokładnie w połowie odległości pomiędzy liśćmi poprzedzającego okółka. W efekcie liście co drugiego okółka znajdują się dokładnie nad sobą; łącząc je otrzymuje się linie o pionowym przebiegu, tzw. ortostychy. Liczba ortostych odpowiada podwojonej liczbie liści w okółku. Najprostszym i jednym z najczęściej spotykanych wzorów okółkowych jest taki, w którym w każdym węźle występują po dwa liście a kolejne okółki są ustawione względem siebie pod kątem prostym. Patrząc z góry daje to układ krzyża, stąd też polska nazwa tego typu ulistnienia: nakrzyżgłębłe (Fig.3). Taki wzór ulistnienia jest powszechny u roślin np. z rodziny gruboszowatych, *Crassulaceae*.

Szczególnym przypadkiem ulistnienia okółkowego jest distichia, gdy w węźle znajduje się tylko jeden liść, a kolejny jest tworzony po przeciwnej stronie łodygi (czyli liście są oddalone od siebie o 180°). Taka filotaksja charakterystyczna jest dla traw, a wśród sukulentów pojawia się u np. *Gasteria* (Fig. 4), *Aloë plicatilis*, które dzięki takiemu ułożeniu liści mają charakterystyczny "wachlarzowaty" pokrój.

Powszechnie występującym u roślin typem ulistnienia jest filotaksja spiralna. O filotaksji spiralnej mówimy, gdy na danym poziomie łodygi (w węźle) tworzony jest tylko jeden liść, a kolejno powstające liście ułożone są po spirali (helisie) i można je połączyć na pędzie jedną wspólną linią, nazywaną spiralą lub helisą ontogenetyczną (Fig. 5 i 6). Helisa ontogenetyczna może występować w dwóch konfiguracjach przestrzennych: jako lewoskrętna (S-owa) lub prawoskrętna (Z-owa; Fig. 5). Gdy międzywęźla są silnie skrócone – tak jak u większości kaktusów, spirala ontogenetyczna staje się niewidoczna a wyraźne stają się wtórne spirale krzyżujące się na powierzchni pędu, tak zwane parastychy (Fig. 6). Te spiralne linie, czyli parastychy, łączą liście powstające w regularnych odstępach czasu (np. co 3, 5 lub co 8 liść na łodydze). Jeśli spirale łączą co 3-ci liść to jest ich odpowiednio trzy, aby połączyć co 5-ty liść, to potrzeba pięć takich linii itd. Kolejne zbiory spiralnych linii mają naprzemiennie przeciwne nachylenie: na prawo i na lewo. Dwie takie grupy najlepiej widocznych, najbardziej rzucających się w oczy linii – parastych, przecinających się na powierzchni pędu pod kątem prostym, nazywane są parą parastych kontaktowych (Fig. 7). To właśnie one są tymi tajemniczymi "krzyżującymi się spiralami", które pojawiają się w opisach kaktusów.

Liczba spiralnych linii (parastych) w każdej z grup o przeciwnym nachyleniu jest określona przez wzór filotaktyczny i nie jest przypadkowa. I tak na

⁴ Łodygę dzielimy na węzły – miejsca, w których osadzone są liście, oraz międzywęźla – których wydłużanie prowadzi do rozdzielania kolejno powstających liści; brak wydłużania międzywęźli skutkuje rozetowym pokrojem rośliny, typowym np. dla *Haworthia*, *Aloë*, *Aeonium*, ale także *Leuchtenbergia*.

zdjęciu 6 – wszystkie liście można połączyć w różny sposób, ale tylko jedną, dwoma, trzema, pięcioma lub ośmioma spiralnymi liniami; nie można tego zrobić z wykorzystaniem np. czterech, sześciu czy siedmiu spiral. Wynika to ze sposobu przestrzennego ułożenia liści. Kolejne możliwe do przeprowadzenia połączenia liści tworzą pewien ciąg liczbowy, w którym każde następujące po sobie dwie cyfry, odpowiadające przeciwnie zorientowanym grupom parastych, dają następny wyraz ciągu. Podane w przykładzie z Fig. 6 grupy spiralnych linii tworzą najczęściej występujący u roślin ciąg, tzw. ciąg główny Fibonacciego: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13,.... . Suma dwóch następujących po sobie wyrazów w tym ciągu daje wyraz kolejny, np. 1+2=3, 2+3=5, 3+5=8 itd. Tak więc licząc spiralne linie na powierzchni kaktusów (i innych roślin) nachylone w prawo i w lewo możemy określić, jaki wzór występuje u danej rośliny.

Modyfikacją opisanego ulistnienia spiralnego jest multijugia. W tego typu wzorze, podobnie jak we wzorach okółkowych, w pojedynczym węźle znajduje się więcej niż jeden liść. Jednak w odróżnieniu od typowych wzorów okółkowych, okółki liści nie są tu międzygłębłe ale skrócone względem kolejnego okółka, dlatego też brak jest ortostych, a linie łączące nasady liści co drugiego okółka są nachylone (Fig. 8). W zależności od liczby liści w danym węźle mówimy o bijugii, gdy liście są w parach; trijugii, gdy jest ich po trzy w danym okółku; rzadziej o tetrajugii (4 liście).

Ciąg Fibonacciego

Choć do tej pory opisano kilkanaście wzorów spiralnych i okółkowych, to zaskakujące jest to, że zdecydowanie najpowszechniejszym wzorem w świecie roślin jest ciąg główny Fibonacciego. Występuje on aż u ok. 95% zbadanych roślin z filotaksją spiralną!

Ciąg główny Fibonacciego: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13,... nazywany jest tak od swojego twórcy, Leonarda z Pizy (1170-1250) zwanego później Fibonacciego (syn Bonacciego = filius Bonacci=Fibonacci). Był on matematykiem, teoretykiem, któremu m.in. zawdzięczamy upowszechnienie w Europie cyfr arabskich. Zbiór liczb, jakie tworzą ciąg zwany jego imieniem, był rozwiązaniem teoretycznej zagadki: ile królików uzyskamy po roku w warunkach idealnych, przy założeniu, że każda para królików co miesiąc "produkuje" kolejną parę, a zdolność do rozmnażania uzyskuje po miesiącu. Uzyskane liczby (Fibonacciego) ciągiem nazwał dopiero w XIX w francuski matematyk, Édouard Lucas, twórca innego ciągu (tzw. ciągu Lucasa): 1, 1, 3, 4, 7, 11, 18, – drugiego co do częstości pojawiania się u roślin ciągu.

Zależności między liczbami w ciągu Fibonacciego są dość specyficzne. Dzielenie daną liczbę w ciągu przez jej poprzedniczkę uzyskuje się wartość zmierzającą do wartości tak zwanego złotego podziału – 1,618. Ta wartość, określająca sposób podziału

odcinka tak, aby dłuższa jego część do krótszej miała się tak jak cały odcinek do dłuższego fragmentu⁵, znana była już w starożytnej Grecji i uważana za idealną proporcję. Jako kanon piękna proporcję tę często wykorzystywano w architekturze (np. przy konstrukcji Partenonu) i sztuce⁶.

Różnorodność filotaksji u kaktusów

Na tle dominacji ciągu głównego Fibonacciego u roślin zaskakująca jest różnorodność wzorów filotaktycznych u kaktusów. Bogactwo kształtów i form morfologicznych powoduje, że u kaktusowatych występują praktycznie wszystkie możliwe (i te niemożliwe⁷) wzory! Przedstawiciele podrodziny *Pereskioideae* i *Opuntioideae* zachowują się jak większość roślin – występuje u nich przede wszystkim ciąg Fibonacciego. Co ciekawe, wzór ten jest często zachowany podczas tworzenia spłaszczonych łodyg opuncji⁸ (Fig. 9). Niezwykła różnorodność wzorów pojawia się natomiast w podrodzynie *Cactoideae*. Spłaszczony pęd *Epiphyllum* i *Phyllocactus* charakteryzuje distichia (Fig. 10). U kaktusów kulistych i cylindrycznych, cereoidalnych, występują najrozmaitsze wzory spiralne oraz okółkowe. W poszczególnych rodzajach może dominować jeden wzór - jest to wtedy zwykle ciąg Fibonacciego, lub może występować szeroki wachlarz wzorów. Pierwsza z sytuacji występuje np. w rodzajach *Dolichothele*, *Coryphantha*, *Notocactus/Parodia*, *Mammillaria*, dla których charakterystyczny jest wzór Fibonacciego. Dla *mammillarii* spiralny układ brodawek i areol jest do tego stopnia regularny i wyraźny, że różne liczby spiral, należących do ciągu Fibonacciego, były wręcz traktowane jako cecha ważna taksonomicznie, diagnostyczna przy oznaczaniu gatunków⁹ Jak widać jednak na zdjęciach (Fig. 11), liczba spiral może być w różny sposób odczytana dla danej rośliny, a ponadto w obrębie tego samego gatunku mogą występować różne wzory (Fig. 1 i 12)!

Mniej danych na temat filotaksji dostępnych jest dla innych rodzajów kaktusów; są to raczej pojedyncze wzmianki niż szczegółowe badania występujących wzorów. Wśród nich na uwagę zasługuje rodzaj *Rebutia* ze względu na znaczną różnorodność wzorów. U gatunków tego rodzaju może występować aż kilkanaście różnych wzorów i wcale niekoniecznie ciąg

Fibonacciego musi być tym najczęściej spotykanym. Wzory rzadkie (Fig. 13) lub nawet "nieistniejące" według obliczeń teoretycznych (Fig. 14) spotyka się też i u innych przedstawicieli *Cactaeae*.

W opisach gatunków kolumnowych często podawana jest liczba żeber. Wartość ta zwykle jest również jedną z liczb jakiegoś ciągu liczbowego. Mogą to być ponownie liczby Fibonacciego, jak np. u *Ferocactus acanthodes*¹⁰, ale także liczby należące do zupełnie innych ciągów, np. u *Echinocactus*. Nie wspominając już o *Echinofossulocactus*! (Fig. 15).

Liczba żeber może się zmieniać w trakcie wzrostu kaktusa: często u form kolumnowych pojawiają się rozwidlenia lub połączenia żeber (Fig. 16). Wynika to ze zmian wielkości kaktusa w trakcie wzrostu. Konsekwencją dodawania lub redukcji żeber, a więc i zmiany liczby umieszczonych na nich areol, jest zmiana wzoru filotaktycznego. Proces ten występuje nie tylko u kaktusów kolumnowych lecz także u form globularnych, choć u tych ostatnich takie zmiany często są niezauważalne pod masą cierni i włosków.

Bogactwem wzorów kaktusy przewyższają inne rośliny kwiatowe. Tę różnorodność dostrzegł na początku XX wieku Church podając w swym klasycznym już opracowaniu filotaksji¹¹ m.in. rodzaj *Echinopsis* jako ilustrację różnych wzorów. Ta gama wzorów jest też przyczyną, dla której po kaktusy sięgają współcześni badacze¹², zajmujący się filotaksją a także modelowaniem tego procesu¹³.

Przedstawione na zdjęciach kaktusy i sukulenty pochodzą z kolekcji Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Wrocławskiego oraz Ogrodu Miejskiego Elfenau w Bernie.

English summary

Cacti catch attention of the hobbyists as well as professional botanists due to their beauty, remarkable diversity of forms, colors, and extremely regular arrangement of tubercles and areoles (Fig. 1). This surprising regularity related to the leaf development (Fig. 2) is an expression of the phenomenon called phyllotaxis. This term refers to the regular spatial distribution of the lateral organs such as leaves, flowers and their parts, and, in cacti, tubercles and areoles which are modified dwarfed lateral shoots.

There are two main types of leaf arrangement at the stem surface: the whorled and spiral phyllotaxes, and their modifications, i.e. distichy and multijugy.

The whorled phyllotaxis occurs when more than one leaf is formed at a given level of the stem, and leaves in successive whorls are located exactly between

⁵ M.in. tę zasadę wykorzystywał złoty prostokąt Pitagorejski. Jeśli w jego kolejne kwadraty wpisujemy fragmenty okręgu, to uzyskamy tzw. złotą spiralę. Kształt złotej spirali mają m.in. muszle mięczaków (np. łodzika, *Nautilus*), a także spiralne linie parastych we wzorach filotaktycznych.

⁶ Takie proporcje mają np. *Mona Lisa* i *Człowiek witruiwiański* Leonarda da Vinci.

⁷ Wśród naukowców istnieje spór między teoretykami, głównie matematykami i fizykami, mówiącymi co "możliwe" w przyrodzie i biologami eksperymentalnymi, odnajdującymi "niemożliwe" z punktu widzenia teoretycznego wzory.

⁸ Gibson AC., Nobel PS., 1986. *The cactus primer*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, USA, London, UK.

⁹ Por. przypis 1.

¹⁰ Robberecht R., Nobel PS., 1983. A Fibonacci sequence in rib number for a barrel cactus. *Ann. Bot.* 51:153-155.

¹¹ Church A.H., 1904. On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. Williams and Norgate, London.

¹² Mauseth JD., 2004. Giant shoot apical meristems in cacti have ordinary leaf primordia but altered phyllotaxy and shoot diameter. *Ann. Bot.* 94:145-153.

¹³ <http://www.math.smith.edu/phyllotax/>



Fig. 9. *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff. – układ areoli na płaskich łodygach przypomina siatkę krystaliczną.



Fig. 10. *Epiphyllum anguliger* (Lehm.) G. Don – spłaszczona łodyga o ulistnieniu distichicznym.

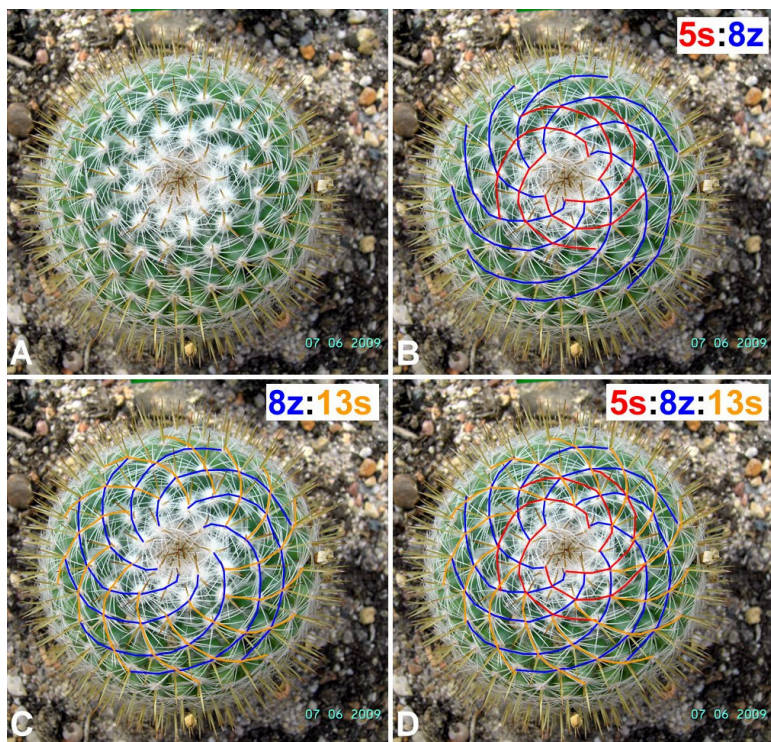


Fig. 11. Filotaksja spiralna Fibonacciego u *Mammillaria neblana*. Na szczycie widocznych jest 8 spiral nachylonych na prawo (linie niebieskie) i 5 w lewo (linie czerwone). Poniżej lepiej widoczny staje się zbiór 13 linii nachylonych także w lewo, ale o bardziej pionowym przebiegu (linie pomarańczowe). Liczba wyraźnych linii nachylonych na prawo (niebieskie linie) pozostaje bez zmian – 8.

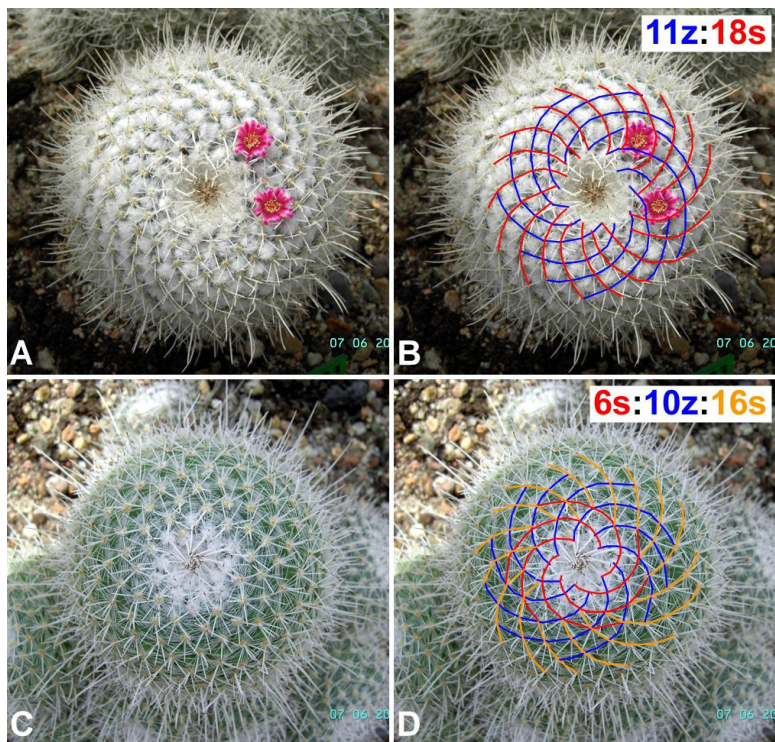


Fig. 12. *Mammillaria geminispinga* Haw. var. *geminispinga* – rośliny o filotaksji innej niż Fibonacciego. A, B – wzór Lucasa (ciąg: 1, 3, 4, 7, 11, 18, ...) z 11 parastykami nachylonymi na prawo (linie niebieskie; 11z) i 18 na lewo (linie czerwone; 18s). C, D – podobnie jak na Fig. 1A, B, mammillaria z bijugią ciągu Fibonacciego [2(1, 1, 2, 3, 5, 8,...)]. Widoczne są trzy grupy spiralnych linii: 6 i 16 nachylonych w lewo (S-owo) i 10 w prawo (Z-owo).

those of previous ones. Thus, every second whorl overlaps: the imaginary lines connecting such superimposed leaves are vertical (=ortostichies; Fig. 3). Distichy is a modification of this pattern in which only one leaf is formed in a whorl and the next one occupies the opposite side of the stem (successive leaves are distant of 180°). As a result, the whole plant has a characteristic fan-like form (Fig. 4).

The prevalent in the plant kingdom second type of phyllotaxis, the spiral phyllotaxis, emerges when successive leaves are formed separately at the stem along one spiral line. This line, connecting all leaves according to the sequence of their appearance, is called an ontogenetic spiral (helix) and can wind up the stem clockwise

(S) or anticlockwise (Z; Fig. 5). In plants with the extremely short distances between following leaves, as in the majority of cacti, the ontogenetic spiral becomes compressed like a spring and almost invisible; instead, the secondary spirals connecting every second, third, fifth or eighth leaf are revealed and conspicuous (=parastichies). To connect all leaves, 2, 3, 5 or 8 of such secondary spirals (Fig. 6) have to be present, respectively. In each set, spirals have the opposite inclination: to the left (S) or to the right (Z; Fig. 7). The modification of this pattern is multijugy, when two or more leaves occur in a whorl but, in contrast to the typical whorled phyllotaxis, following whorls are not exactly in a half distance between leaves of previous

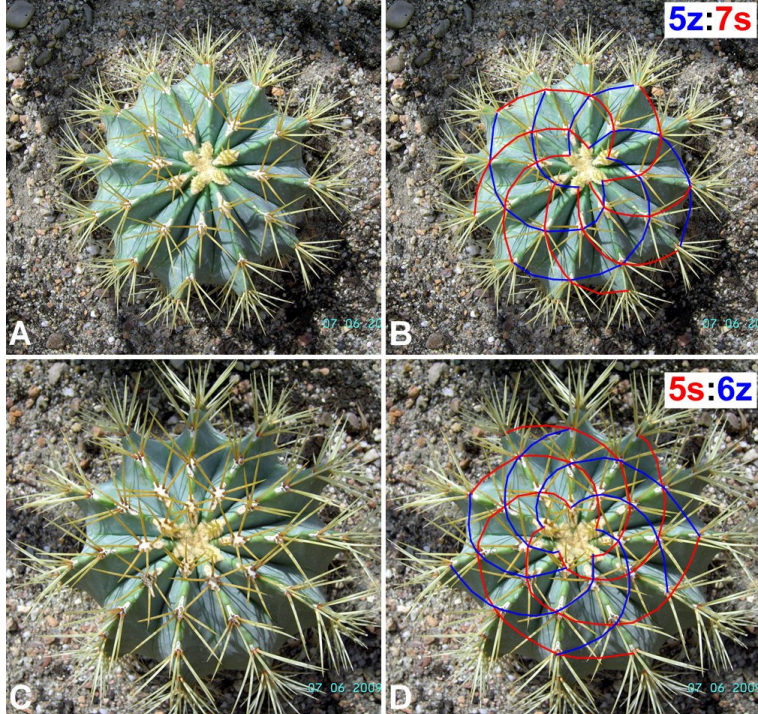


Fig. 13. Dwa nietypowe wzory filotaktyczne u *Ferocactus glaucescens* (DC.) Br. Et R. A, B – wzór 5z:7s należący do rzadkiej serii tzw. obocznej: (1), 2, 5, 7, 12, 19,.... C, D – wzór 5s:6z reprezentujący ciąg 1, 5, 6, 11, 17,....

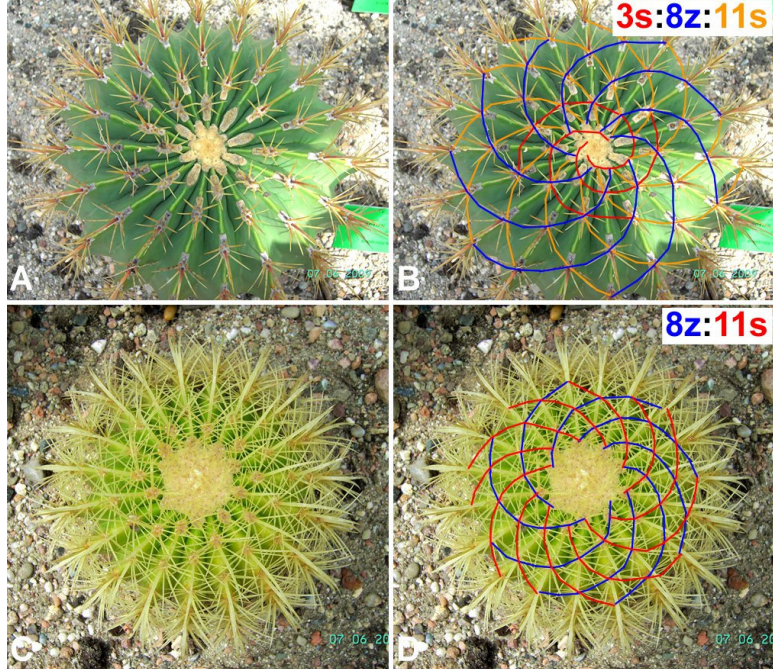


Fig. 14. Teoretycznie "nieistniejący" ciąg (1), 3, 8, 11, 19,.... Jest to bardzo rzadki wzór, sporadycznie występujący w przyrodzie. Na zdjęciach przedstawiony u *Ferocactus glaucescens* (A, B) i *Echinocactus grusonii* Hild. (C, D).



Fig. 15. Liczba żeber u różnych kaktusów. A, B – *Ferocactus pilosus* – oba kaktusy o filotaksji Fibonacciego; w obu przypadkach liczba żeber jest jedną z liczb ciągu: 21 (A) i 13 (B). C – *Echinocactus visnaga* Hook. z 11 żebrami. Filotaksja spiralna reprezentowana przez ciąg Lucasa: 1, 3, 4, 7, 11,.... D – *Echinofossulocactus arrigens* (Lk.) Br. et. R. Filotaksja Fibonacciego 5s:8z. Dla tego rodzaju charakterystyczne są liczne pofalowane żebra.



Fig. 16. Zmiana liczby żeber w trakcie wzrostu. A, B – *Ferocactus gracilis* Gat.; C – *Echinocactus platyacanthus*; D – *Ferocactus glaucescens*; E, F – *Trichocereus* sp. i *Cereus jamacaru* DC.

whorls. Thus, they do not overlap and the pattern lacks of ortostichies because lines connecting every second whorl are inclined (Fig. 8).

The number of the spirals countable at the plant surface are not random; they form the series of numbers in which sum of every two successive elements gives the following one in the series. Therefore, counting the number of spirals winding clockwise and anticlockwise it is possible to identify the phyllotactic pattern. The most common spiral phyllotaxis is expressed by numbers belonging to the main Fibonacci series: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13,.... etc. (Fig. 6).

Conspicuousness and regularity of spirally arranged tubercles and areoles were the reasons for giving their numbers in morphological descriptions of cactus species, e.g. in *Mammillaria*, *Dolichothele*, *Coryphantha*. Moreover, in the genus *Mammillaria* the numbers of the Fibonacci series were even thought to be of a diagnostic significance! However, different numbers of spirals can be noticeable in one specimen (Fig. 11) and various patterns occur within one species (Fig. 1 and 12). In addition, the number of ribs in rib-forming genera is also an element of a certain phyllotactic series. During the cactus growth ribs can split or be reduced changing the areole arrangement and showing that phyllotactic patterns are developmentally changeable (Fig. 15). The variety of morphological forms in cacti results in abundance of phyllotactic patterns: from the common, like Fibonacci and Lucas series (1, 3, 4, 7, 11,...), to the rare spiral phyllotaxes, and whorled and distichous patterns (Fig. 10). Some cacti are characterized by the wide diversity of patterns with phyllotaxes only sporadically occurring in plants (Fig. 13) and some of them even considered to be "impossible" from the theoretical mathematical view-point (Fig. 14)! Thus, variety of phyllotaxes causes that cacti were and are the objects of studies in search of new phyllotactic patterns by biologists and mathematicians.

Fig. 1. *Mammillaria geminispina* Haw. var. *geminispina* (A, B) and *M. centricirra* Lem. (C, D). "Crossing spirals" at the cactus surface formed by regularly arranged areoles. 10 spirals marked with green inclined to the right (winding up counterclockwise; Z) and 16 red ones, inclined to the left (winding up clockwise; S), are the most conspicuous at the cactus body (in the B), whereas the sets of 8 spirals oriented to the left and of 13 oppositely winding lines are presented in D.

Fig. 2. *Cylindropuntia rosea* (DC.) Backeb. (A) and *Nopalea cochenillifera* (L.) SD. (B). Young shoots with well-developed leaves (shown with arrows) and areoles (Ar) formed in their axils.

Fig. 3. A type of whorled phyllotaxis – the decussate pattern, in representatives of the *Crassula* genus. Two opposite leaves (marked with the same numbers) develop in each node. In successive nodes (whorls) leaf pairs are perpendicular one to another; it means that leaves of every second whorl overlap (B, C) and lines connecting their bases are vertical (so-called "ortostichies"; C). The number of ortostichies is duplication of a number of whorl's elements, what in case of the decussate pattern makes four lines. Exemplary ortostichies are shown in C and E.

Fig. 4. Distichy in *Gasteria verrucosa* Duval (A, B) and *G. bicolor* var. *liliputiana* (Poelln.) Jaarsv. "Variegata" (C, D). Successive leaves, numbered in C and D, are initiated one by one alternately at the opposite stem sides (each at 180° from the previous one). It results in a characteristic fan-like habit of the plant (viewed from the side) with leaves arranged along two vertical lines (i.e. along two ortostichies; B, D).

Fig. 5. x *Graptoveria* "Titubans". Two opposite spatial configurations of the ontogenetic helix. Successive leaves, which are numbered in such a way that the youngest leaf is the number one, appear one by one in a spiral sequence along the ontogenetic spiral winding up counterclockwise (Z; A) or clockwise (S; B).

Fig. 6. *Aeonium percarneum* (Murr.) Pit et Proust. Successive leaves, numbered according to their sequence of appearance with the youngest leaf marked with the number one, lie along the ontogenetic helix (B - black line). This helix is usually strongly compressed, like a spring, and thus inconspicuous; but instead, the secondary spiral lines, called "parastichies", connecting every *n* leaf, become noticeable at the plant surface. Parastichies connect every second (C - red lines), third (D - green lines) or every fifth leaf (E - orange lines) and to connect all of them it has to be 2 (C), 3 (D) or 5 (E) such spirals, respectively. Groups of consecutive spirals (parastichies) are opposed: here, for example, the ontogenetic helix is inclined to the right (Z), a set of two parastichies to the left (S), a group of three to the right again (Z), and of five to the left (S).

Fig. 7. Side-view of the *Pachypodium lamerei* Drake shoot surface. Leaf-scars and thorns, being modified stipules, are spirally arranged at the stem surface. Some spirals are oriented to the right (Z, marked with green color), while the other to the left (S, red lines). Crossing groups of spirals (parastichies) identify the phyllotactic pattern.

Fig. 8. The young plant of *Parodia ottonis* (Lehm.) Taylor presenting the bijugy (a type of multijugy) of the main Fibonacci pattern. In each whorl leaves appear in pairs but successive pairs are shifted causing that the leaves of every second whorl (marked with the same color in picture B) do not overlap as in typical whorled (decussate) phyllotaxis. As a result, lines connecting every second whorl are not vertical but inclined, so, there is no ortostichies in this type of pattern. This pattern, in which four spirals are oriented to the left and six to the right (4s:6z), belongs to the 2, 2, 4, 6, 10, 16, ... series; it means it is the doubled main Fibonacci series [2(1, 1, 2, 3, 5, 8,...)].

Fig. 9. *Opuntia microdasys* (Lehm.) Pfeiff. – Crystal-like arrangement of areoles at the stem surface.

Fig. 10. *Epiphyllum anguliger* (Lehm.) G. Don – flattened stem presenting distichous phyllotaxis.

Fig. 11. The main Fibonacci series in *Mammillaria neleana*. The number of the most conspicuous parastichies depends on the level of counting. At the top, there is a group of 8 spirals oriented to the right (blue lines) and 5 to the left (red lines). Below this level, the set of 13 left-oriented spirals become more obvious (orange lines) than the previous set of 5 lines; the number of right-oriented spirals remains the same – 8.

Fig. 12. *Mammillaria geminispina* Haw. var. *geminispina* – with phyllotaxis different than the main Fibonacci. A, B – the Lucas pattern (belonging to the series: 1, 3, 4, 7, 11, 18, ...) expressed by 11 spirals inclined to the right (blue lines; 11z) and 18 to the left (red lines; 18z). C, D – as in Fig. 1A and B, the bijugy of the main Fibonacci series [2(1, 1, 2, 3, 5, 8,...)]. There are three groups of parastichies noticeable at the cactus surface: 6 and 16 oriented to the left (S) and 10 spirals to the right (Z).

Fig. 13. Two unusual phyllotactic patterns in *Ferocactus glaucescens* (DC.) Br. Et R. A, B – the 5z:7s pattern belonging to the rare anomalous series: (1), 2, 5, 7, 12, 19,.... C, D – the 5s:6z pattern representing the series 1, 5, 6, 11, 17,....

Fig. 14. The theoretically "non-existing" series (1), 3, 8, 11, 19,.... This pattern is extremely rare in plants, found in *Ferocactus glaucescens* (A, B) and *Echinocactus grusonii* Hild. (C, D).

Fig. 15. The rib number in cacti. A, B – *Ferocactus pilosus* – the main Fibonacci pattern; the number of ribs belongs also to this series: 21 (A) and 13 (B). C – *Echinocactus visnaga* Hook. with 11 ribs. Spiral phyllotaxis represented by the Lucas series: 1, 3, 4, 7, 11,.... D – *Echinofossulocactus arrigens* (Lk.) Br. et. R. The Fibonacci pattern: 5s:8z. The characteristic of this species are numerous undulated ribs.

Fig. 16. The change of the rib number during cactus growth. A, B – *Ferocactus gracilis* Gat.; C – *Echinocactus platyacanthus*; D – *Ferocactus glaucescens*; E, F – *Trichocereus* sp. and *Cereus jamacaru* DC.