

ПРИЛОЖЕНИЕ ТЕОРИИ ГРУПП К ОПИСАНИЮ ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

© 2010 г. Д. Б. Гелашвили, Е. В. Чупрунов, М. О. Марычев, Н. В. Сомов,
А. И. Широков, А. А. Нижегородцев

*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
603095 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
e-mail: ecology@bio.unn.ru
Поступила в редакцию 14.01.2009 г.*

Предложено и обосновано применение теории групп к описанию псевдосимметрии биообъектов на примере поворотной симметрии актиноморфных и зигоморфных цветков. Рассмотрены проблемы терминологии биосимметрии, дана характеристика элементов точечной симметрии в приложении к описанию симметрии цветков, изложены основные положения теории групп. Описано приложение принципа Кюри к биообъектам. Приведены алгоритмы количественной оценки псевдосимметрии цветков, дано описание псевдосимметрии цветка на языке теории групп, в том числе в эволюционном аспекте. Сделан вывод, что адаптация теории групп к описанию симметрии биообъектов (биосимметрии) важна не только в фундаментальном плане, но и как средство междисциплинарного взаимопонимания между биологами, физиками, кристаллографами и другими специалистами, языком общения между которыми служит математика.

Симметрия, точная или приближительная, является фундаментальным свойством живых организмов (Наескел, 1866; Гиляров, 1944; Беклемишев, 1964; Вейль, 1969; Урманцев, 1974; Donoghue et al., 1998; Endress, 1999; Марченко, 1999; Заренков, 2005, 2007, и др.). С общих естественно-научных позиций симметрия как имманентная характеристика тел материального мира может быть определена как инвариантность физической и геометрической системы по отношению к преобразованиям различного рода (Вейль, 1969; Чупрунов и др., 2004). Вид этих преобразований определяет тип симметрии рассматриваемого объекта. Чаще всего под симметрией понимают инвариантность относительно изометрических преобразований пространства (операций симметрии) – поворотов, отражений в плоскости, инверсии в точке, параллельных переносов пространства, а также всевозможных их комбинаций. Однако можно говорить о симметрии относительно перестановок отдельных частей системы, о симметрии подобия и т.д. (Шубников, Копчик, 1972).

В максимально общей формулировке симметрия – фундаментальное свойство системы произвольной природы, выражающееся в инвариантности каких-либо ее характеристик или

свойств относительно некоторого преобразования или группы преобразований. Соответствующее преобразование или группа преобразований называются преобразованием симметрии или группой симметрии. Поскольку произвольная система имеет некоторый набор характеристик или свойств, в конкретных случаях необходимо указывать, о симметрии какого свойства и относительно какого преобразования идет речь. Данное обстоятельство порождает разнообразие так называемых видов симметрии и терминологии: симметрия кристаллографическая и некристаллографическая, симметрия чернобелая, симметрия цветная, симметрия подобия, антисимметрия, дисимметрия, асимметрия и др.

В природе чаще всего встречаются лишь приближительно симметричные (псевдосимметричные) объекты. Приближительная симметрия может возникать, например, в результате процессов, сопровождающихся нарушением идеальной симметрии. К такому типу изменений можно отнести, например, флуктуирующую асимметрию билатеральных признаков, под которой понимают незначительные и случайные (ненаправленные) отклонения от строгой билатеральной симметрии биообъектов (Захаров, 1987). Асимметрию наря-

ду с симметрией следует рассматривать как имманентную дуалистическую характеристику биообъекта, неизбежно проявляющуюся в онтогенезе (Гелашвили и др., 2004).

Теория симметрии в настоящее время широко используется в физике и химии. Так, в кристаллографии она является методологической основой описания и исследования как внешней грани, так и атомного строения кристаллов. Следует подчеркнуть, что современная кристаллография превратилась из описательной науки, которой она была на протяжении длительного времени, в строгую науку со своим математическим аппаратом лишь в XIX в., когда русский кристаллограф Е.С. Федоров и немецкий математик А. Шенфлис вывели 230 групп симметрии, которыми описываются атомные структуры кристаллов (Чупрунов и др., 2004). В настоящее время кристаллография располагает обширным и развитым математическим аппаратом, который позволяет анализировать и описывать симметрию не только кристаллов, но и некристаллических тел. Для этого потребовалось разработать и применить к анализу кристаллов методы теории групп, многомерной геометрии и др. В свою очередь кристаллография обогатила науку концепцией обобщенной симметрии. Применение этой концепции в решении задач современной биологии, в частности биосимметрии, имеет несомненную перспективу (Заренков, 2007).

Цель настоящей работы – разработка приложений теории групп, являющейся в настоящее время наиболее адекватным математическим аппаратом описания симметрии, к характеристике биологических объектов на примере растительных организмов.

ПРОБЛЕМЫ ТЕРМИНОЛОГИИ

Применение понятия симметрии в биологии, например в ботанике, и в частности в морфологии растений, основано на исторически сложившемся понятийном аппарате, терминология которого имеет некоторые расхождения с терминами и определениями, принятыми в современной физико-математической литературе, в том числе в кристаллографии. Этому есть и объективные причины. Так, В.В. Корона и А.Г. Васильев (2000, с. 3) считают, что "...морфология растений – малоизвестный раздел ботанической науки даже среди флористов и систематиков... Это связано с тем, что история и теория морфологии растений как науки в настоящее время прочно забыты,

а многие морфологические представления, подобно радуге, можно воспринять только с определенной точки зрения". В определенной мере вышеприведенная точка зрения подтверждается работой Эндрюсса (Endress, 1999), который приводит ретроспективный анализ терминов, используемых при описании симметрии цветка, от Шпренгеля (Sprengel, 1793) до наших дней, и в частности указывает, что еще Фрей-Висслинг (Frei-Wyssling, 1925) предлагал использовать в морфологии растений термины кристаллографии: трансляционная симметрия, поворотная симметрия, зеркальная симметрия. К сожалению, этот призыв не был услышан и поддержан современниками. Терминологические несоответствия наблюдаются и в настоящее время. Например, Ю.А. Урманцев (1974) применяет термин "дисимметрический" к изомерам, меняющим свою конфигурацию при зеркальном отражении. В то же время в кристаллографии (Чупрунов и др., 2004) термином "дисимметризация" обозначается процесс понижения симметрии составной системы по отношению к симметрии составных частей, в частности, описываемый принципом Кюри. Заметим, что есть и другое, идущее из минералогии, определение "дисимметризации", под которой понимают понижение внешней симметрии объекта в условиях, когда его идеальная симметрия не вкладывается на правах подгруппы в симметрию среды.

Определенный архаизм в рассматриваемой терминологии наблюдается в вузовской учебной литературе по морфологии растений. Приведем в качестве примера (таблица) интерпретацию некоторых терминов, применяемых в морфологии растений (Васильев и др., 1988) и кристаллографии (Шубников, Копчик, 1972; Чупрунов и др., 2004). Подробный анализ приведенных дефиниций не входит в нашу задачу, однако даже беглый обзор разночтений в определениях показывает необходимость в серьезном пересмотре сложившейся практики применения и преподавания основ теории симметрии в биологических дисциплинах, тем более что есть весьма впечатляющий пример преподавания в МГУ "Основ биоморфологии". В рамках этого курса рассматриваются такие вопросы биосимметрии, как аффинно-перспективное преобразование, аффинитет и гомология по Евклиду и Р. Оуэну, "гомология кристаллов" по В.И. Михееву, симметрия подобия и антисимметрия по А.В. Шубникову, цветная симметрия по Н.В. Белову, и т.д. (Заренков, 2004).

Сравнение дефиниций, применяемых в морфологии растений и кристаллографии при описании симметрии объектов

Морфология растений (Васильев и др., 1988)	Кристаллография (Чупрунов и др., 2004)
<p>Симметрия – такое расположение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает предмет на две зеркально подобные половины</p> <p>В зависимости от того, сколько плоскостей симметрии можно провести через растение (систему. – Авт.) или его часть, различают типы симметрии</p> <p>Осевые органы (стебли, корни), имеющие форму цилиндра, обладают радиальной симметрией, так как через ось органа можно провести <i>три и более плоскостей симметрии</i>. Цветки, обладающие радиальной симметрией, называют актиноморфными (правильными)</p> <p>Метамерию – повторяемость элементов побега можно считать проявлением продольной симметрии побега.</p> <p>Асимметричным, т.е. <i>лишенным всяких плоскостей симметрии</i>, являются некоторые листья, например вяза, бегоний</p>	<p>Симметрия есть инвариантность физической или геометрической системы по отношению к различного рода преобразованиям</p> <p>Типы преобразований, относительно которых инвариантна данная система, определяют различные типы симметрии... В трехмерном пространстве существуют 4 <i>типа изометрических преобразований</i>: повороты вокруг прямой линии; отражения от плоскости (зеркальные отражения); отражения относительно точки (инверсии); параллельные переносы пространства как целого (трансляции), а также их комбинации</p> <p>Преобразование, определяющее поворотную симметрию – повороты вокруг прямой линии... Если система инвариантна относительно поворотов (множества операций) относительно некоторой прямой на углы $(360^\circ/n)t$, $t = 1, 2, \dots$, то им всем соответствует один и тот же элемент симметрии – поворотная ось n-го порядка</p> <p>Параллельный перенос пространства как целого называется трансляцией, или трансляционной симметрией (переносная симметрия)</p> <p>Симметричным называется объект, который состоит из частей, равных относительно какого-либо признака. Проверить равенство объектов или частей системы можно с помощью некоторого преобразования, которое совмещает равные объекты или части одного и того же объекта. Это означает, что объекты либо инвариантны относительно некоторых преобразований пространства, либо нет. Однако в природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные объекты, об инвариантности которых относительно операций симметрии также можно говорить лишь приблизительно. Такие «почти симметричные» структуры обычно называются псевдосимметричными</p>

ЭЛЕМЕНТЫ ТОЧЕЧНОЙ СИММЕТРИИ В ПРИЛОЖЕНИИ К ОПИСАНИЮ СИММЕТРИИ БИООБЪЕКТОВ

Как было сказано, под симметрией понимается инвариантность объекта относительно различного рода преобразований пространства (операций симметрии). Преобразования пространства могут быть изометрическими и неизометрическими. При изометрических преобразованиях расстояние между любыми двумя точками пространства остается постоянным. Для неизометрических преобразований это условие не выполняется. Изометрическими преобразованиями в трехмер-

ном пространстве являются повороты вокруг оси, отражения в плоскости, инверсия в точке, параллельный перенос пространства как целого и всевозможные их сочетания. В качестве примера неизометрических преобразований можно привести преобразования подобия. Относительно такого преобразования инвариантна, например, спираль. Симметрию принято наглядно изображать с помощью геометрических многообразий, которые называются элементами симметрии. Для операции зеркального отражения элементом симметрии является плоскость симметрии, для операций поворота вокруг прямой – оси симметрии и для

операции инверсии – точка (центр инверсии). Для операции параллельного переноса формально элемент симметрии отсутствует, но ее наглядным образом может являться вектор переноса.

Биологический объект может быть инвариантен относительно сразу нескольких преобразований. Так, правильные, или актиноморфные, цветки инвариантны относительно отражений в нескольких плоскостях симметрии и одновременно относительно поворотов вокруг оси, совпадающей с линией их пересечения. В общем виде, если система инвариантна к поворотам относительно некоторой прямой на углы $(360^\circ/n)m$, $m = 1, 2, \dots$, то им всем соответствует один и тот же элемент симметрии – поворотная ось n -го порядка. При этом угол $360^\circ/n$ называется элементарным углом поворота относительно оси. В частности, цветок, раздельнолепестный венчик которого имеет, например, пять одинаковых лепестков, инвариантен относительно отражений в пяти плоскостях симметрии и поворотов на углы $1 \cdot \frac{360}{5}, 2 \cdot \frac{360}{5}, 3 \cdot \frac{360}{5}, 4 \cdot \frac{360}{5}, 5 \cdot \frac{360}{5}$. В приведенном примере симметрия цветка характеризуется **пятью** плоскостями симметрии и **одной** осью симметрии 5-го порядка, относительно которой совершаются все **пять** поворотов на указанные углы. Таким образом, такой цветок инвариантен относительно 10 операций симметрии, в число которых входит и операция поворота на угол 0° (360°). Эта операция присутствует при описании симметрии любого объекта и обычно называется **тождественной**. Более подробно поворотная симметрия цветка будет рассмотрена ниже.

В качестве другого примера рассмотрим вегетативный побег в безлистном состоянии, положение почек на стебле которого соответствует спиральному (очередному) листорасположению. Напомним, что общая закономерность всех типов листорасположения – равное угловое расстояние между листьями, сидящими на одном узле или на последовательных узлах основной генетической спирали (условной линии, соединяющей основания последовательных листьев). При спиральном листорасположении образуются ортостихи (вертикальные ряды листьев), расположенные точно друг над другом через определенное число узлов. Положим для определенности, что узлы на стебле повторяются через три (цикл равен трем). На рис. 1 схематически изображено такое листорасположение. Из рисунка видно, что данный объект не инвариантен относительно поворота на какой-либо угол, однако система инвариантна от-

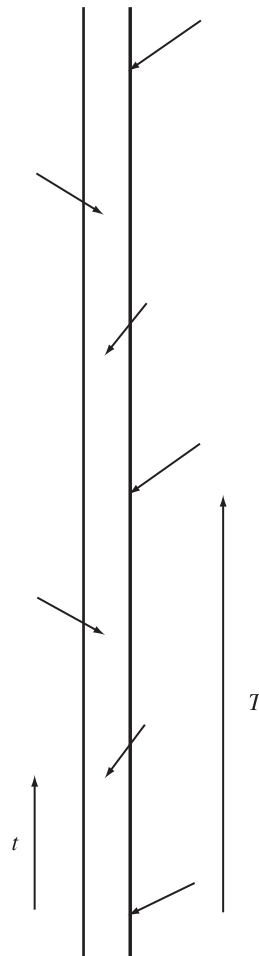


Рис. 1. Пример спирального листорасположения, описываемого винтовым поворотом третьего порядка.

носительно поворота всего стебля на угол 120° с последующим переносом его в направлении, параллельном ортостихам, на вектор \vec{t} , на угол 240° с последующим переносом на $2\vec{t}$, вектор \vec{t} , а также на угол 360° с переносом на вектор $3\vec{t} = \vec{T}$. Нетрудно видеть, что последняя операция эквивалентна просто переносу (трансляции) на вектор $3\vec{t} = \vec{T}$.

Описанное преобразование (поворот на 120° с одновременным переносом) называется винтовым поворотом третьего порядка, а соответствующая ось поворота – винтовой осью третьего порядка. Очевидно, что можно рассматривать винтовые повороты (оси) второго, четвертого, пятого и других порядков.

Заметим, что стебель в данном случае предполагается бесконечным, так как указанные выше преобразования образуют бесконечное множество. В реальности, следовательно, можно говорить лишь о приближительной симметрии (псевдосим-

метрии) стебля относительно описанного преобразования.

Если на рассмотренном побеге имеются листья, то они будут характеризоваться уже собственным типом симметрии, определяемым, например, отражением относительно плоскости (или зеркальным отражением) в силу билатерально-симметричного строения. Кроме того, плоская форма делает лист бифациальным, и следовательно, можно говорить о дорзовентральной псевдосимметрии листовой пластинки. Появление цветков еще более усложняет систему, поскольку цветки могут характеризоваться поворотной симметрией.

Заметим, что для биологических объектов, являющихся в то же время и конечными физическими системами, справедлива теорема о взаимном расположении элементов симметрии конечных (ограниченных в пространстве) материальных систем (Чупрунов и др., 2004). Она утверждает, что все элементы симметрии конечной физической системы должны пересекаться хотя бы в одной точке пространства. Такая симметрия называется *точечной симметрией*. Следует подчеркнуть, что трансляции и любые другие операции симметрии, содержащие переносы пространства как целого, входят в противоречие с конечностью системы. Следовательно, для конечных систем могут быть характерны только повороты, отражения, инверсия и любые их сочетания.

Отметим также удивительную особенность преобразований симметрии. Дело в том, что они не могут образовывать произвольные множества, а составляют вполне определенные наборы – группы. Таким образом, применение методов теории групп в описании симметрии объектов и процессов материального мира базируется на том замечательном обстоятельстве, что операции симметрии физических систем и геометрических объектов могут комбинироваться друг с другом, лишь образуя замкнутые множества, которые называются группами (Чупрунов и др., 2004).

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ТЕОРИИ ГРУПП

Один из крупнейших математиков XX в., Г. Вейль, работы которого сыграли определяющую роль в осознании важности математической идеи симметрии для естествознания, так характеризует понятие группы: “Всякая совокупность, всякое множество преобразований Γ образует группу, если выполнены следующие условия: 1) тождественное преобразование I принадлежит множеству Γ ; 2) если преобразование S принад-

лежит множеству Γ , то и обратное преобразование S^{-1} также принадлежит множеству Γ ; 3) если преобразования S и T принадлежат множеству Γ , то и их произведение ST также принадлежит множеству Γ ” (Вейль, 1969, с. 69–70).

В контексте настоящей статьи целесообразно рассмотреть этот вопрос подробнее. Пусть имеется множество G однотипных (т.е. имеющих общие характерные признаки) элементов

$$G = \{q_1, q_2, \dots, q_k, \dots\}.$$

Элементами множества G могут быть различные математические объекты: числа, матрицы, преобразования пространства, операторы и т.д. Пусть на данном множестве G задана бинарная операция, согласно которой каждой упорядоченной паре из этого множества ставится в соответствие элемент из того же множества G . Операция называется “умножением” и обозначается знаком “*”. Так, если элементы q_i и q_k принадлежат множеству G , то и поставленный им в соответствие элемент q_m также принадлежит к множеству G , т.е.

$$q_i * q_k = q_m,$$

где $q_i, q_k, q_m \in G$. При этом обычно говорят, что множество G замкнуто относительно заданной операции “умножения”.

Множество G называется *группой*, если для его элементов и заданной операции “умножения” выполняются следующие условия:

Умножение *ассоциативно*, т.е.

$$(q_i * q_k) * q_m = q_i * (q_k * q_m).$$

Среди элементов q_i множества G есть элемент такой, что

$$q_i * e = e * q_i = q_i.$$

Элемент e называется *единичным* (тождественным) элементом группы G .

Для каждого элемента q_i можно найти элемент, обозначаемый обычно через q_i^{-1} , принадлежащий тому же множеству G , такой, что

$$q_i^{-1} * q_i = q_i * q_i^{-1} = e.$$

Элемент q_i^{-1} называется элементом, *обратным* элементу q_i .

В случае геометрических преобразований групповой операцией является последовательное выполнение операций, роль e играет тождественное преобразование I , роль q_i^{-1} играет обратное преобразование S^{-1} ; последовательное выполне-

ние преобразований всегда ассоциативно. Перечисленные свойства множества G , определяющие его как группу, часто называют *групповыми постулатами*. Любое подмножество исходной группы, являющееся группой, называется ее подгруппой. Подгруппы, не совпадающие с единичным элементом или с исходной группой, называются нетривиальными.

ТОЧЕЧНЫЕ ГРУППЫ СИММЕТРИИ И ИХ ПРИЛОЖЕНИЕ К БИООБЪЕКТАМ

Система обозначений кристаллографических точечных групп, введенная А. Шенфлисом, основана на том факте, что элементы симметрии в кристаллографических группах могут комбинироваться в строго определенных сочетаниях. Система обозначений А. Шенфлиса описывает именно такие комбинации. Строгий вывод всех точечных кристаллографических групп симметрии представляет собой довольно громоздкую математическую процедуру, поэтому мы ограничимся лишь упрощенной схемой их перечисления. Циклические группы (т.е. группы, порожденные одним элементом, или генератором) с одной поворотной осью n -порядка обозначают символами C_n , с зеркально-поворотной осью – символами S_n . Точечные группы с осью n -порядка и параллельными ей плоскостями симметрии обозначаются символами C_{nv} , группы с перпендикулярной плоскостью – C_{nh} . Группы, в которых помимо оси n -порядка имеются перпендикулярные ей оси 2-го порядка, обозначаются D_n . Если к операциям группы D_n добавить отражение относительно плоскости, перпендикулярной оси старшего порядка n , то полученное множество генераторов приводит к группе, обозначаемой через D_{nh} .

В качестве примера рассмотрим актиноморфный, или правильный, цветок, схема которого заимствована из работы Донохью с соавт. (Donoghue et al., 1998). Поскольку симметрия цветка связана чаще всего именно с венчиком, сосредоточим внимание на симметрии раздельнолепестного венчика, состоящего из пяти лепестков (рис. 2).

Как указывалось выше, такие цветки характеризуются пятью *плоскостями* симметрии и одной *осью* симметрии 5-го порядка. Следовательно, симметрия этого цветка описывается *точечной группой* с осью 5-го порядка и параллельными ей плоскостями симметрии; эта группа обозначается C_{5v} . Таким образом, цветок будет инвариантен относительно 10 операций симметрии, в число которых входит и тождественная операция поворота на угол 0° (360°).

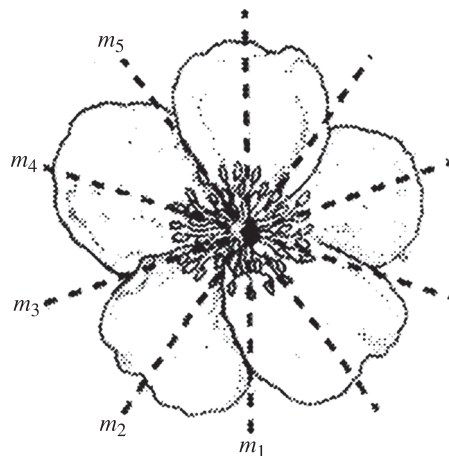


Рис. 2. Схема актиноморфного цветка из работы Донохью с соавт. (Donoghue et al., 1998), $m_1 \dots m_5$ – плоскости симметрии

Итак, группа C_{5v} характеризуется групповым множеством, состоящим из 10 элементов,

$$C_{5v} = \{e, 5^1, 5^2, 5^3, 5^4, m_1, m_2, m_3, m_4, m_5\}.$$

Здесь e – тождественный (единичный) элемент группы; 5^p ($p = 1, 2, 3, 4$) – обозначения операций поворотов вокруг оси 5-го порядка; m – плоскости симметрии.

Вернемся к бифациальному листу, для которого в силу билатеральной и дорзовентральной симметрии характерны два отражения в плоскостях симметрии, пересекающихся под углом 90° . В соответствии с mmN -теоремой (Чупрунов и др., 2004) два отражения в плоскостях симметрии, пересекающихся под углом φ , дают в произведении поворот вокруг оси симметрии с элементарным углом поворота 2φ , расположенной по линии пересечения плоскостей. Для бифациального листа две плоскости симметрии (билатеральная и дорзовентральная), пересекающиеся под углом $(\pi/2)$, порождают ось симметрии 2-го порядка. Следовательно, псевдосимметрия бифациального листа приближенно описывается точечной группой $C_{2v} = \{e, m_1, m_2, 2^1\}$.

Одним из наиболее полных способов описания конечной группы является ее представление в виде таблицы умножения, или квадрата Кэли. В этой таблице первая строчка и первый столбец содержат все элементы группы, в нашем случае C_{5v} , а остальные элементы этой таблицы – результаты произведений соответствующих элементов группового множества, другими словами, на пересечении i -й строки и j -го столбца записывается элемент группы, являющийся результатом “умножения” первого элемента i -й строки на первый

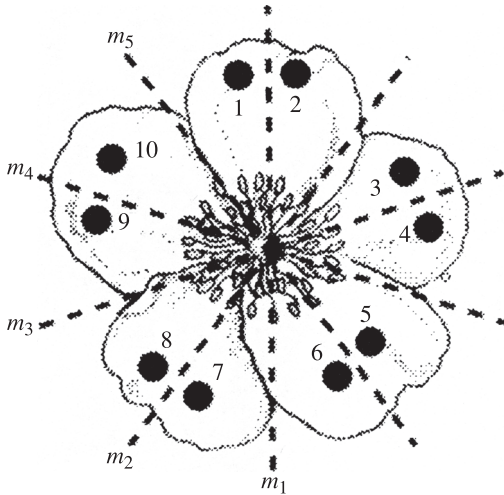


Рис. 3. Схема актиноморфного цветка из работы Донохью с соавт. (Donoghue et al., 1998) с дополнениями: $m_1...m_5$ – плоскости симметрии; 1...10 – вспомогательные точки для заполнения квадрата Кэли.

элемент j -го столбца. Квадрат Кэли для группы C_{5v} имеет вид

$$\begin{pmatrix}
 e & 5^1 & 5^2 & 5^3 & 5^4 & m_1 & m_2 & m_3 & m_4 & m_5 \\
 5^1 & 5^2 & 5^3 & 5^4 & e & m_2 & m_3 & m_4 & m_5 & m_1 \\
 5^2 & 5^3 & 5^4 & e & 5^1 & m_3 & m_4 & m_5 & m_1 & m_2 \\
 5^3 & 5^4 & e & 5^1 & 5^2 & m_4 & m_5 & m_1 & m_2 & m_3 \\
 5^4 & e & 5^1 & 5^2 & 5^3 & m_5 & m_1 & m_2 & m_3 & m_4 \\
 m_1 & m_5 & m_4 & m_3 & m_2 & e & 5^4 & 5^3 & 5^2 & 5^1 \\
 m_2 & m_1 & m_5 & m_4 & m_3 & 5^1 & e & 5^4 & 5^3 & 5^2 \\
 m_3 & m_2 & m_1 & m_5 & m_4 & 5^2 & 5^1 & e & 5^4 & 5^3 \\
 m_4 & m_3 & m_2 & m_1 & m_5 & 5^3 & 5^2 & 5^1 & e & 5^4 \\
 m_5 & m_4 & m_3 & m_2 & m_1 & 5^4 & 5^3 & 5^2 & 5^1 & e
 \end{pmatrix}$$

Рассмотрим подробнее заполнение таблицы умножения для актиноморфного цветка, изображенного на рис. 3. Теперь для удобства на каждом из лепестков, через которые проходят плоскости симметрии m , поставлены точки (1...10), в которые перемещается точка 1 при соответствующей операции симметрии. Ниже приведены примеры заполнения отдельных позиций квадрата Кэли. В них используется общий принцип операторного умножения, когда на объект действия оператора (в данном случае вектор) в первую очередь действует оператор, стоящий в произведении левее, действует на новый вектор, полученный в результате первой операции.

Примеры заполнения таблицы умножения

Пример 1. Точка 1 отражается в плоскости m_1 в точку 2, которая затем элементарным поворотом 5^1 (на один элементарный угол по часовой стрелке) переводится в точку 4. Точка 4 является отражением точки 1 в плоскости m_2 . Символически это можно записать следующим образом:

$$5^1 * m_1 = m_2; 1 \xrightarrow{m_1} 2 \xrightarrow{5^1} 4.$$

Пример 2. Точка 1 отражается в плоскости m_2 в точку 4, которая затем элементарным поворотом 5^1 переводится в точку 6. Точка 6 является отражением точки 1 в плоскости m_3 :

$$5^1 * m_2 = m_3; 1 \xrightarrow{m_2} 4 \xrightarrow{5^1} 6.$$

Пример 3. Точка 1 операцией поворота 5^1 по часовой стрелке переводится в точку 3, которая затем отражается в плоскости m_2 в точку 2. Точка 2 является отражением точки 1 в плоскости m_1 :

$$m_2 * 5^1 = m_1; 1 \xrightarrow{5^1} 3 \xrightarrow{m_1} 2.$$

Пример 4. Точка 1 операцией поворота 5^3 (на три элементарных угла) переводится в точку 7, которая затем отражается в плоскости m_2 в точку 8. Точка 8 является отражением точки 1 в плоскости m_4 :

$$m_2 * 5^3 = m_4; 1 \xrightarrow{5^3} 7 \xrightarrow{m_2} 8.$$

Пример 5. Точка 1 отражается в плоскости m_2 в точку 4, которая отражается в плоскости m_4 в точку 5, что эквивалентно повороту точки 1 на 5^2 (на два элементарных угла):

$$m_4 * m_2 = 5^2; 1 \xrightarrow{m_4} 4 \xrightarrow{m_2} 5.$$

Заметим, что умножение операций в общем случае некоммутативно (примеры 2 и 3). Это приводит к несимметричности квадрата Кэли относительно главной диагонали.

Группа C_{5v} содержит 6 нетривиальных подгрупп, т.е. таких подмножеств, которые сами являются группами. Одна из таких подгрупп – это группа, содержащая лишь повороты вокруг оси пятого порядка: $C_5 = \{e, 5^1, 5^2, 5^3, 5^4\}$. Нетрудно видеть, что таблица умножения такой группы целиком содержится в квадрате Кэли группы C_{5v} .

$$\begin{pmatrix}
 e & 5^1 & 5^2 & 5^3 & 5^4 \\
 5^1 & 5^2 & 5^3 & 5^4 & e \\
 5^2 & 5^3 & 5^4 & e & 5^1 \\
 5^3 & 5^4 & e & 5^1 & 5^2 \\
 5^4 & e & 5^1 & 5^2 & 5^3
 \end{pmatrix}$$

Заметим, что квадрат Кэли группы C_{5v} содержит также замкнутые относительно операции умножения подмножества (подгруппы):

$$\begin{pmatrix} e & m_1 \\ m_1 & e \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} e & m_2 \\ m_2 & e \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} e & m_3 \\ m_3 & e \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} e & m_4 \\ m_4 & e \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} e & m_5 \\ m_5 & e \end{pmatrix}.$$

Это пять взаимно изоморфных, но разных в геометрическом смысле подгрупп, которые кроме тождественной операции (e) содержат еще отражения в плоскости (m) и обозначаются C_5 . Таким образом, симметрия рассматриваемого актиноморфного цветка описывается группой C_{5v} , содержащей шесть нетривиальных подгрупп: одну подгруппу C_5 и пять подгрупп C_5 .

ПРИНЦИП КЮРИ В ПРИЛОЖЕНИИ К БИООБЪЕКТАМ

Если объект характеризуется выделенным направлением (вектором), то его группа симметрии не может иметь в своем групповом множестве плоскостей симметрии, перпендикулярных этому вектору, и осей второго порядка, ему перпендикулярных. Наличие таких операций симметрии противоречит наличию выделенного вектора, поскольку предполагает эквивалентность обоих направлений. Это значит, что симметрия побега с листьями и цветками не может описываться группами C_{nh} , D_n , D_{nh} и другими неполярными группами. В связи с этим необходимо отметить, что Г. Вейль (1969), описывая цветок герани группой симметрии D_5 , имел в виду не реальный цветок, а его двумерную (плоскую) схему.

В качестве причины возникновения такого особого направления (вектора) могут быть рассмотрены факторы внешней среды: действие силы тяжести, одностороннее освещение, нагревание, воздействие химических веществ и т.д. Так, например, в морфологии растений рассматривается геотропизм побегов, определяемый силой тяжести, – положительный, отрицательный и поперечный. Все побеги по направлению роста подразделяют на ортотропные и плагитропные. Ортотропные побеги, как правило, отрицательно геотропичны, для плагитропных характерен поперечный геотропизм. Ортотропные побеги в основном обладают поворотной (радиальной), реже билатеральной симметрией. В единичных случаях, например у *Vicia faba*, при вертикальном росте оси наблюдается асимметрия листьев, указывающая на их дорзовентральность. Плагитропные побеги обычно ориентированы наклонно к горизонту вверх, горизонтально или наклонно вниз. Надземные плагитропные побеги обычно дорзовентральны. Растения с подобными побегами от-

личаются анизотропией и анизотропией. Исключением является, например, *Lysimachia nummularia* с плагитропными побегами, но с поворотной симметрией. Кроме внешних факторов направление роста определяется возрастным состоянием побега и растения в целом, а также коррелятивными отношениями главного и боковых побегов.

Геометрические и физические системы, как правило, можно представить состоящими из некоторого количества составных частей. При этом система в целом и каждая из ее составных частей в отдельности могут быть инвариантными относительно, вообще говоря, неизоморфных групп симметрии. Одной из важных характеристик подобных систем является соотношение между симметрией всей системы и симметрией ее составных частей.

Процесс понижения симметрии составной системы по отношению к симметрии составных частей называется дисимметризацией системы. Частные случаи дисимметризации, связанные с понижением симметрии системы, находящейся во внешних полях, описывает принцип Кюри. Система под внешним воздействием изменяет свою точечную симметрию таким образом, что сохраняются лишь операции симметрии, общие с операциями симметрии воздействия. Другими словами, точечная группа симметрии системы G в результате наложения возмущения с группой симметрии G^B переходит в группу G^A – общую подгруппу групп симметрии G и воздействия G^B :

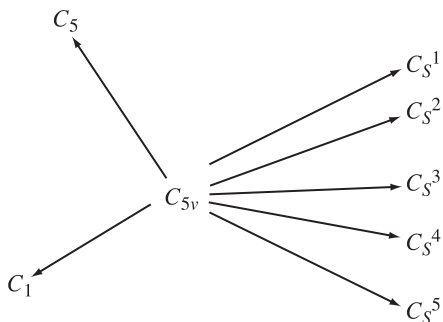
$$G^A = G \cap G^B. \quad (1)$$

Рассмотрим возможности и ограничения, которые накладывает принцип Кюри на симметрию растительных объектов. Как было показано, симметрия актиноморфного цветка на рис. 2 описывается группой C_{5v} . Поскольку эта группа имеет шесть вышеперечисленных нетривиальных подгрупп, то внешнее воздействие может привести к тому, что симметрия цветка понизится до одной из этих подгрупп или до тривиальной подгруппы C_1 , т.е. произойдет дисимметризация.

Если все составные части рассматриваемой системы (лепестки цветка) одновременно изменяют свою форму таким образом, что каждый лепесток станет неинвариантным (асимметричным) относительно отражения в плоскости симметрии, то останется ось пятого порядка (все лепестки одинаковы, но билатерально несимметричны). В этом случае система будет описываться группой симметрии C_5 . Можно представить ситуацию, когда один или несколько лепестков (но не все) билатерально симметричны. В этом случае система не инвариантна относительно оси пято-

го порядка, но инвариантна относительно группы C_5 . Наконец, симметрия может понизиться до тривиальной подгруппы, $C_1 = \{e\}$, когда не имеет места как билатеральная симметрия одного или нескольких лепестков, так и симметрия относительно оси пятого порядка. Других вариантов понижения симметрии данной системы под влиянием внешних воздействий нет.

Заметим, что необходимо подразделять симметрию отдельных частей системы (лепестков) и симметрию всей системы (цветка). Выше рассматривалась симметрия именно системы в целом. В отдельных случаях симметрия отдельных частей системы может быть не связана непосредственно с симметрией всей системы, тогда как симметрия системы определяется, в частности, симметрией ее отдельных частей. Сказанное можно проиллюстрировать следующей схемой



Таким образом, возможная дисимметризация объекта с точки зрения теории групп выражается переходом в одну из подгрупп группы симметрии системы. С биологической точки зрения это эквивалентно эволюционной специализации биосистемы, например переходу от актиноморфных цветков к зигоморфным.

Сказанное можно также проиллюстрировать на примере бифациальной листовой пластинки, внешним воздействием на которую служит солнечный свет, поле силы тяжести и др. Для такой листовой пластинки набор преобразований, относительно которых она имеет максимальные степени симметричности, описывается точечной группой C_{2v} . Пусть полем внешнего воздействия является однородное поле силы тяжести, описываемое предельной группой Кюри $C_{\infty v}$. Тогда в соответствии с (1) симметрия листовой пластинки остается прежней только в том случае, если ось симметрии второго порядка пластинки совпадает с направлением силы тяжести, поскольку только в этом случае группа C_{2v} является подгруппой группы $C_{\infty v}$. Если же эти оси не совпадают, в частности когда дорзовентральная плоскость симметрии листовой пластинки поперечна вектору силы тяжести,

то симметрия листовой пластинки понижается до группы C_5 (билатеральная симметрия). Это также сопровождается исчезновением оси симметрии второго порядка листовой пластинки, т.е. листовая пластинка становится бифациальной. С точки зрения псевдосимметрии сказанное означает, что степени псевдосимметрии листовой пластинки относительно поворота вокруг оси второго порядка и отражения относительно дорзовентральной плоскости заметно понижаются по сравнению со степенью ее псевдосимметрии относительно плоскости билатеральной симметрии. Подчеркнем, что природа “не противоречит положениям теории групп” и отклонения от типичной дорзовентральности имеют свое логическое объяснение. Так, унифациальные листья ориентированы вертикально, а не горизонтально и приспособлены к жизни в условиях прямого солнечного освещения.

Подробный феноменологический анализ применимости принципа Кюри к биообъектам проводит Н.А. Заренков (2005), опирающийся в своих построениях на основополагающие идеи Л.А. Зенкевича (1948) и В.Н. Беклемишева (1964). Представляют также интерес результаты изучения морфологического разнообразия полиэдрических колоний зеленого жгутиконосца пандорины (*Pandorina morum*), проведенного Ю.Л. Войтеховским с соавт. (2006). Авторы полагают, что для растущих и выращенных в искусственных (но близких к природным) условиях колоний пандорины соблюдается принцип дисимметризации Кюри, поскольку из многообразия теоретически возможных форм реализуются самые симметричные, максимально отображающие симметрию покоящейся водной среды.

Заметим, что корректный математический анализ степени псевдосимметрии биообъектов требует применения соответствующих количественных оценок, адаптированных к их специфике.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ОЦЕНКИ ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИООБЪЕКТОВ

Ранее нами (Гелашвили и др., 2004, 2007) было предложено использовать для количественных оценок степени симметричности биообъектов функционал, являющийся сверткой функций и оказавшийся эффективным инструментом при оценке флуктуирующей асимметрии различных билатерально-симметричных организмов как по меристическим, так и по пластическим признакам. Эффективность этого подхода подтвердилась при анализе краниометрических признаков

млекопитающих, остеологических признаков и особенностей окраски амфибий, фоллидоза у рептилий, линейных размеров листовой пластинки растений и жилкования крыльев у насекомых

Суть предложенного подхода удобно рассмотреть применительно к задаче определения степени инвариантности конечных (т.е. ограниченных в пространстве) биологических систем относительно различных изометрических операций (т.е. движений пространства). Простейшей моделью таких систем может быть функция трех переменных $f(x_1, x_2, x_3)$, интегрируемая в ограниченной области изменения аргументов. Тогда можно говорить о степени инвариантности этой функции относительно некоторого оператора \hat{g} преобразования координат x_1, x_2, x_3 . Величина, дающая количественное выражение для степени инвариантности относительно преобразования координат, должна представлять собой число, которое ставится в соответствие каждой функции, т.е. должна быть функционалом. При этом функционал должен изменяться от -1 до $+1$. Значение $+1$ должно соответствовать случаю, когда функция $f(x_1, x_2, x_3)$ полностью инвариантна (симметрична) относительно данной операции \hat{g} , значение -1 — когда функция полностью антисимметрична относительно операции \hat{g} . Если функция $f(x_1, x_2, x_3)$ неотрицательна, то значения функционала могут находиться в интервале от 0 до 1.

Среди множества функционалов, удовлетворяющих сформулированным условиям, хорошо известна свертка функций, которая широко применяется в различных областях физики и разделах математики (Шварц, 1965). Свертка может быть интерпретирована как скалярное произведение функций, образующих бесконечномерное пространство векторов. В частности, аналогичные функционалы были предложены и используются для оценки степени инвариантности атомных структур псевдосимметричных кристаллов относительно изометрических преобразований пространства (Чупрунов и др., 1988).

Таким образом, под степенью инвариантности действительной функции $f(x_1, x_2, x_3)$ относительно некоторого преобразования \hat{g} будем понимать функционал $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)]$, представляющий собой свертку:

$$\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)] = \frac{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3) f(\hat{g}(x_1, x_2, x_3)) dx_1 dx_2 dx_3}{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3)^2 dx_1 dx_2 dx_3}, \quad (2)$$

где интегрирование ведется по всей области Ω определения функции $f(x_1, x_2, x_3)$. Данный функционал удовлетворяет сформулированным выше требованиям к степени инвариантности функции относительно изометрических преобразований.

Из определения величины $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)]$ следуют ее основные свойства. Нетрудно видеть, что свертка зависит как от вида функции $f(x_1, x_2, x_3)$, так и от вида операции \hat{g} . Если область определения аргументов является все множество действительных чисел и при этом функция $f(x_1, x_2, x_3)$ представляет собой константу, то $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)] = 1$. Если операция \hat{g} является единичным (тождественным) преобразованием, то независимо от вида функции и области определения ее аргументов $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)] = 1$.

Пусть теперь функция $f(x_1, x_2, x_3)$ не является константой и/или область определения ее аргументов отличается от множества всех действительных чисел. Если она полностью инвариантна относительно преобразования аргументов, которое описывается оператором \hat{g} , то $f(x_1, x_2, x_3) = f(\hat{g}(x_1, x_2, x_3))$ и, следовательно, $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)] = 1$. Если она антисимметрична относительно данного преобразования, то $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)] = -1$. Если $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)] = 0$, то можно считать, что функция $f(x_1, x_2, x_3)$ полностью не инвариантна (асимметрична) относительно преобразования \hat{g} . Другие значения функционала $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)]$ соответствуют различным величинам степени симметричности (антисимметричности) функции относительно преобразования \hat{g} .

Метод оценки степени инвариантности биосистем, основанный на использовании функционала (2), является достаточно универсальным и эффективным по следующим причинам:

1) величина $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)]$ всегда находится в интервале от -1 до $+1$, что позволяет использовать его для оценки симметрии, асимметрии и антисимметрии, а также сравнивать оценки, полученные с помощью батареи тест-организмов;

2) придавая разный смысл функции $f(x_1, x_2, x_3)$ — длина, число отверстий, цвет и т.д., — можно оценивать степень симметричности биообъектов практически по любой комбинации признаков по единому алгоритму;

3) определяя соответствующим образом оператор преобразования \hat{g} , можно оценивать степень симметричности биообъектов не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов преобразований (поворотов, инверсий, трансляций и др.);

4) предлагаемый подход дает возможность оценить симметрию (асимметрию) с любой степенью подробности, поскольку учитывает не только альтернативное, но и непрерывное варьирование признака;

5) наконец, алгоритм свертки позволяет автоматизировать распознавание степени симметричности биообъектов с помощью компьютерных технологий.

АВТОМАТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИООБЪЕКТОВ

На основе алгоритма свертки были разработаны программы расчета степени симметрии относительно зеркального отражения для плоских билатерально симметричных объектов, например листовых пластинок древесных растений или лепестков цветка (Чалкова, Марычев, 2004; Гелашвили и др., 2005), а также поворотной симметрии цветка. Программы позволяют рассчитывать зеркальную или поворотную симметрию как для однородно закрашенного объекта, так и с учетом его тонких особенностей. Практически удобным и необходимым для компьютерной обработки способом выявления таких особенностей является получение цифрового яркостного изображения исследуемого объекта. Это изображение характеризуется числовой матрицей, некоторая внутренняя часть которой содержит информацию о яркости пикселей, принадлежащих объекту. Пиксели – единичные квадратные элементы изображения, внутри каждого из которых яркость полагается одинаковой. При получении цифрового изображения с достаточно высоким разрешением пиксели достаточно малы и могут соответствовать мельчайшим видимым деталям объекта. Под функцией $f(x_1, x_2)$ в этом случае будем понимать функцию яркости пикселей изображения, заданную таблично.

Выражение интегральной свертки (2) приобретает вид конечной суммы:

$$\eta = \frac{\sum_{i,j} A_{i,j} B_{i,j}}{\sum_{i,j} A_{i,j}^2}, \quad (3)$$

где η – степень симметричности, A – матрица яркостей исходного изображения, B – матрица яркостей, полученная в результате отражения матрицы A относительно выбранной плоскости.

Выражение (3) может давать результат, сколь угодно близкий к (2), поскольку число пикселей изображения в принципе можно сделать очень

большим. Так как мы имеем дело с суммой положительных чисел, задающих яркости пикселей, то диапазон изменения степени симметрии лежит в пределах от нуля (для полностью несимметричного объекта) до единицы (для абсолютно симметричного).

Поскольку листовая пластинка (или лепесток цветка) – приблизительно зеркально симметричные объекты, степень их зеркальной симметрии программа вычисляет относительно плоскости отражения, проходящей через центральную жилку листовой пластинки или середину лепестка. При этом можно вручную явно указать положение плоскости либо использовать алгоритм распознавания центральной жилки (или ее аналога) с последующей аппроксимацией прямой линией по методу наименьших квадратов. В программе также предусмотрена заливка окружающего лист фона изображения черным цветом, при этом пиксели фона приобретают нулевую яркость. Это позволяет выбрать всю площадь прямоугольного изображения в качестве области интегрирования η , поскольку пиксели с нулевой яркостью не вносят вклад в свертку. Очевидно, что разработанный подход может быть применен и к другим аналогичным объектам.

Как указывалось выше, алгоритм свертки был положен в основу метода оценки степени симметрии цветка по отношению к операции поворота вокруг его оси, т.е. его поворотной симметрии.

В этом случае в выражении (3) A – матрица яркостей пикселей исходного изображения, B – матрица яркостей пикселей, полученная в результате поворота матрицы A относительно выбранной оси (точки поворота). Нами разработана соответствующая компьютерная программа, в которой, в частности, реализован алгоритм поворота исходного изображения на произвольный угол. Для вычисления степени поворотной симметрии программа использует выражение (3). Матрица яркостей пикселей исходного изображения накладывается на матрицу яркостей пикселей повернутого изображения, затем яркости пикселей с совпадающими координатами перемножаются. Суммируя значения таких произведений для всех пикселей, находящихся на области перекрытия матриц яркостей этих двух изображений, и деля ее на сумму квадратов яркостей пикселей исходного изображения, получаем искомую величину поворотной симметрии при повороте на заданный угол. При повороте изображения объекта с малым по углу шагом вычисляется поворотная симметрия объекта как функция угла поворота и

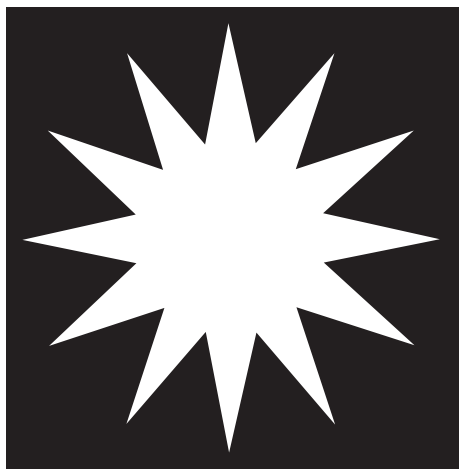


Рис. 4. Пример изображения объекта (12-лучевой звезды) с осью поворотной симметрии 12-го порядка.



Рис. 6. Изображение цветка душистого табака с осью поворотной симметрии 5-го порядка.

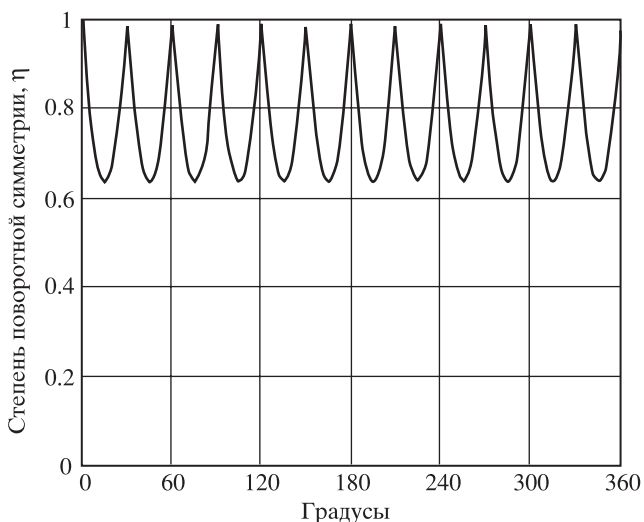


Рис. 5. График зависимости (симметрограмма) степени поворотной симметрии 12-лучевой звезды от угла поворота относительно ее центра.

затем изображается графически в виде симметрограммы.

В качестве тестового примера можно привести результаты расчета поворотной симметрии для правильного геометрического объекта – 12 лучевой звезды (рис. 4).

На рис. 5 показан график зависимости степени поворотной симметрии от угла поворота для этого объекта. Можно наблюдать 12 локальных максимумов, соответствующих степени псевдосимметрии, равной единице, при углах поворота на 30, 60, 90, 120° и т.д., в том числе для 0° (или 360°), что говорит об оси симметрии 12-го порядка.

Приведем пример расчета поворотной симметрии для реального биологического объекта. На

рис. 6 приведена фотография цветка душистого табака, цифровое изображение которого обработано описанной программой. На графиках зависимости поворотной симметрии от угла поворота (рис. 7,а) и автокорреллограммы (рис. 7,б) видны пять выраженных максимумов, что позволяет говорить о характерной для данного цветка оси симметрии 5-го порядка.

Программа для вычисления поворотной симметрии имеет богатый набор возможностей по пакетной обработке массива однотипных изображений, соответствующих экземплярам цветков одного вида. Применение в программе автокорреляционной функции позволяет выявлять локальные максимумы и скрытую периодичность угловых зависимостей поворотной симметрии. В программе реализовано вычисление статистических данных по симметрии и ее автокорреляции для массива объектов. Исходные и статистические данные представляются в программе как графически, так и в виде таблиц. Реализован полноценный экспорт файлов отчетов, содержащих результаты расчетов как по отдельному объекту, так и по их массиву.

ОПИСАНИЕ ПСЕВДОСИММЕТРИИ ЦВЕТКА

Исторически сложившаяся практика описания степени псевдосимметрии цветка во многом основана на субъективном восприятии его геометрии с последующей формализацией с применением устоявшейся терминологии. Так, в ботанике термин “актиноморфный” применяется к так называемым “правильным” цветкам, обладающим поворотной (радиальной) симметрией. Однако визуально трудно или даже невозможно опреде-

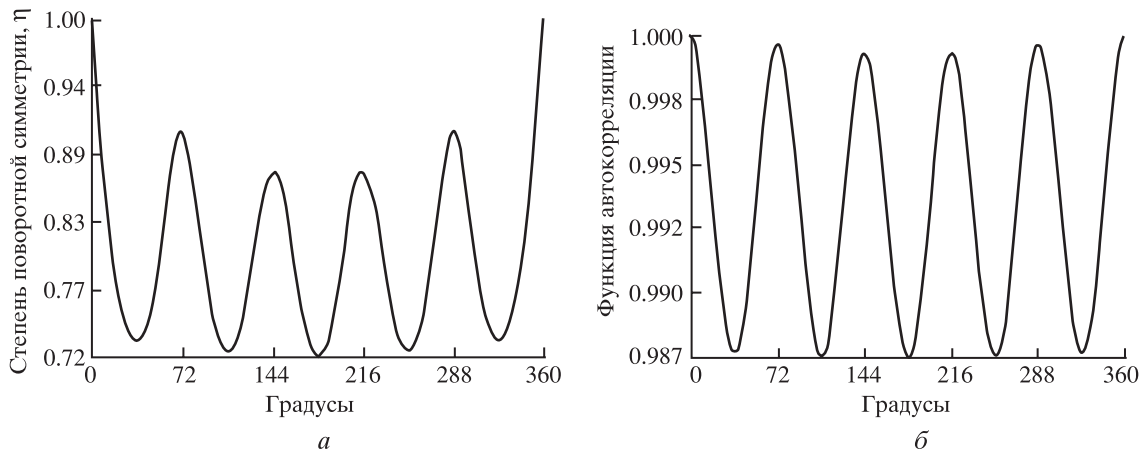


Рис. 7. Графики зависимости степени поворотной симметрии от угла поворота (а) и автокорреллограммы (б) для изображения цветка душистого табака.

лить, насколько цветок одного вида “правильнее” цветка другого вида. Кроме того, приведенная дефиниция не учитывает возможность зеркальной симметрии у актиноморфных цветков. Напротив, для зигоморфных цветков в случае их так называемой моносимметричности считается достаточным провести только одну плоскость зеркальной симметрии, а возможность поворотной симметрии игнорируется. Вне зависимости от строгости применяемой терминологии следует подчеркнуть одно весьма важное обстоятельство: все используемые дефиниции по умолчанию апеллируют к *идеальной симметрии*. Однако, как уже неоднократно указывалось, природные объекты, в том числе, разумеется, цветки, являются в той или иной степени *псевдосимметричными*. Следовательно, количественная оценка псевдосимметричности биообъектов является необходимым элементом их характеристики как предмета изучения биосимметрии.

Рассмотрим обоснованность выдвинутого положения на примерах схематичного изображения актиноморфного и зигоморфного цветков на рис. 8. Заключение о том, что симметрия рассматриваемого актиноморфного цветка (рис. 8,а) приближенно описывается группой C_{5v} , содержащей шесть нетривиальных подгрупп: одну подгруппу C_5 и пять подгрупп C_5 , подтверждается полученной симметрограммой (рис. 8,б). На графике хорошо видны пять локальных максимумов при углах поворота $\sim 72, 144 \dots 360^\circ$ (0°), что говорит об оси симметрии 5-го порядка и дает основание провести пять плоскостей отражения ($m_1 \dots m_5$) через лепестки. Количественная оценка степени симметрии этого актиноморфного цветка показывает, что минимальное значение поворотной симметрии среди значений ее локальных максимумов

составляет $\eta = 0.87$ при углах поворота 147 и 230° . В свою очередь минимальное значение симметрии $\eta = 0.91$ зеркального отражения имеет место в плоскости m_2 . Инвариантность (симметричность) данного цветка в целом может характеризоваться одной числовой характеристикой – минимальным значением симметрии среди всех ее локальных максимумов для поворотной симметрии и степеней симметрии относительно зеркальных отражений. В данном случае это значение соответствует $\eta = 0.87$ для подгруппы C_5 (т.е. циклической группы с одной поворотной осью n -порядка).

Проведем аналогичную оценку степени симметрии зигоморфного цветка (рис. 8,б). Канонический анализ предполагает проведение только одной плоскости симметрии (m_1) (Donoghue et al., 1998). Однако симметрограмма показывает наличие пяти локальных максимумов (рис. 8,с), что говорит об оси симметрии 5-го порядка. Другими словами, для зигоморфного (билатерально симметричного, или моносимметричного) цветка количественно показано наличие поворотной симметрии с минимальным значением $\eta = 0.74$. Анализ зеркальной симметрии показал, что минимальное значение $\eta = 0.65$ имеет место для плоскости m_4 . Таким образом, симметрия зигоморфного цветка также приближенно описывается группой C_{5v} , содержащей шесть нетривиальных подгрупп: одну подгруппу C_5 и пять подгрупп C_5 . Однако инвариантность этого зигоморфного цветка может быть охарактеризована минимальным значением $\eta = 0.65$ для подгруппы C_5 (т.е. зеркального отражения).

Итак, применение теории групп и количественных оценок псевдосимметрии позволяет формализовать анализ различий в геометрии цветка. Несмотря на то что в данном тестовом примере

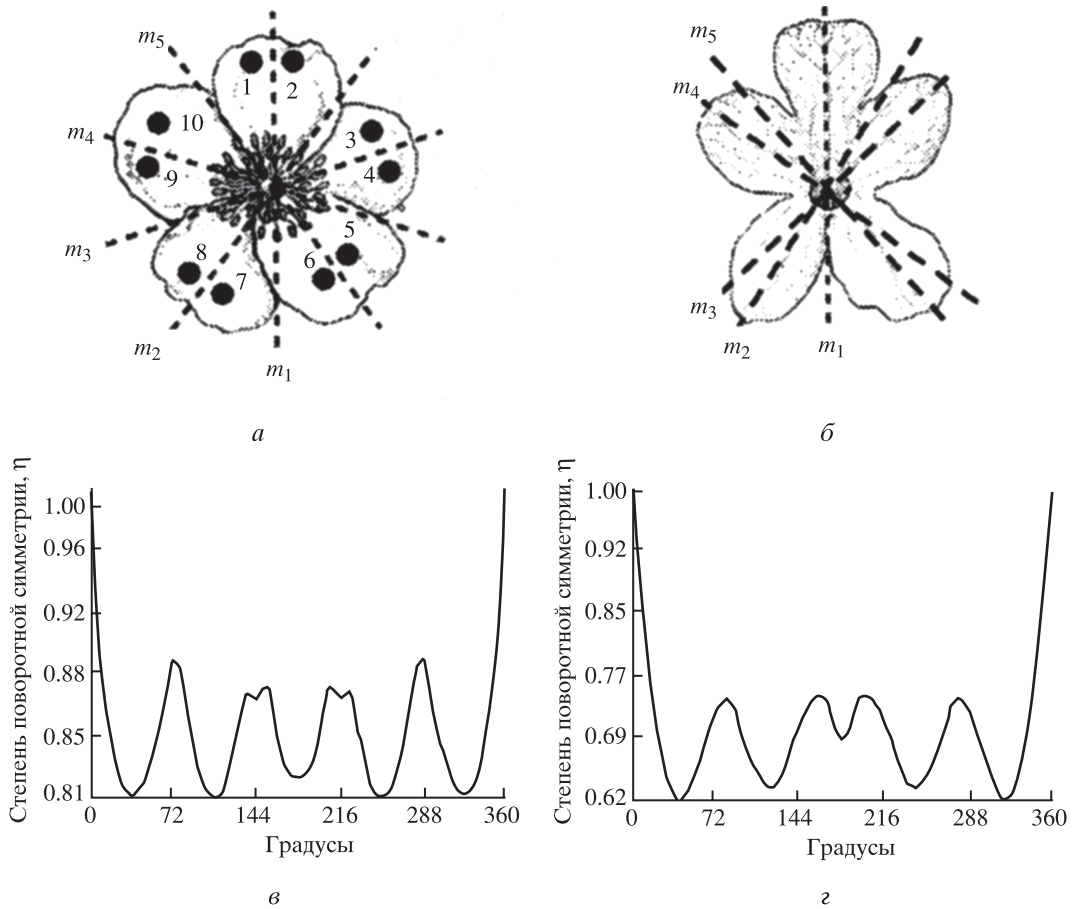


Рис. 8. Псевдосимметрия актиноморфного (а) и зигоморфного (б) цветков из работы Донохью с соавт. (Donoghue et al., 1998) с дополнениями (пояснения в тексте). На в и з приведены симметрограммы для актиноморфного и зигоморфного цветков соответственно.

оба модельных цветка (актиноморфный и зигоморфный) описываются группой C_{5v} , минимальные значения степени псевдосимметрии дают возможность четко диагностировать их различия, описываемые подгруппой C_5 для актиноморфного цветка и подгруппой C_5 – для зигоморфного.

Формализация описания псевдосимметрии цветка с применением теории групп может оказаться полезной и в эволюционном аспекте. В рамках существующих гипотез происхождения цветка (Первухина, 1979; Donoghue et al., 1998; Endress, 1999, и др.) в качестве первичного, как правило, рассматривается актиноморфный цветок. Формирование в процессе эволюции зигоморфного околоцветника связывают со становлением энтомофилии. Механизм развития зигоморфности в онтогенезе на молекулярно-генетическом уровне объясняется экспрессией гена *CYCLOIDEA*, например, для *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae; Asteridae). На рис. 9 и 10 представлен гипотетический эволюционный ряд, иллюстрирующий

на примере сем. Fabaceae возможный переход от актиноморфного цветка питецелобиума многоголовчатого (*Pithecellobium polyccephalum*) (рис. 9,а) к выразительно зигоморфному цветку гороха посевного (*Pisum sativum*) (рис. 10,б). При этом питецелобиум многоголовчатый характеризуется преимущественно анемофилией, для делоникса царского (*Delonix regia*) (рис. 9,б) и комензии вьющейся (*Comensia scandens*) (рис. 10,а) отмечается смешанный способ опыления (анемо- и энтомофилия), а цветки гороха посевного, как и других близких к нему видов, опыляются преимущественно перепончатокрылыми. Как можно видеть из соответствующих симметрограмм, имеет место закономерный переход от групп псевдосимметрии C_{4v} и C_{5v} (рис. 9,в,з), описывающих разную выраженность актиноморфности, к группе C_5 (рис. 10,в,з) для типично зигоморфного цветка, моносимметричность которого подтверждается симметрограммой, имеющей только один выраженный локальный максимум при повороте на 360° (0°).

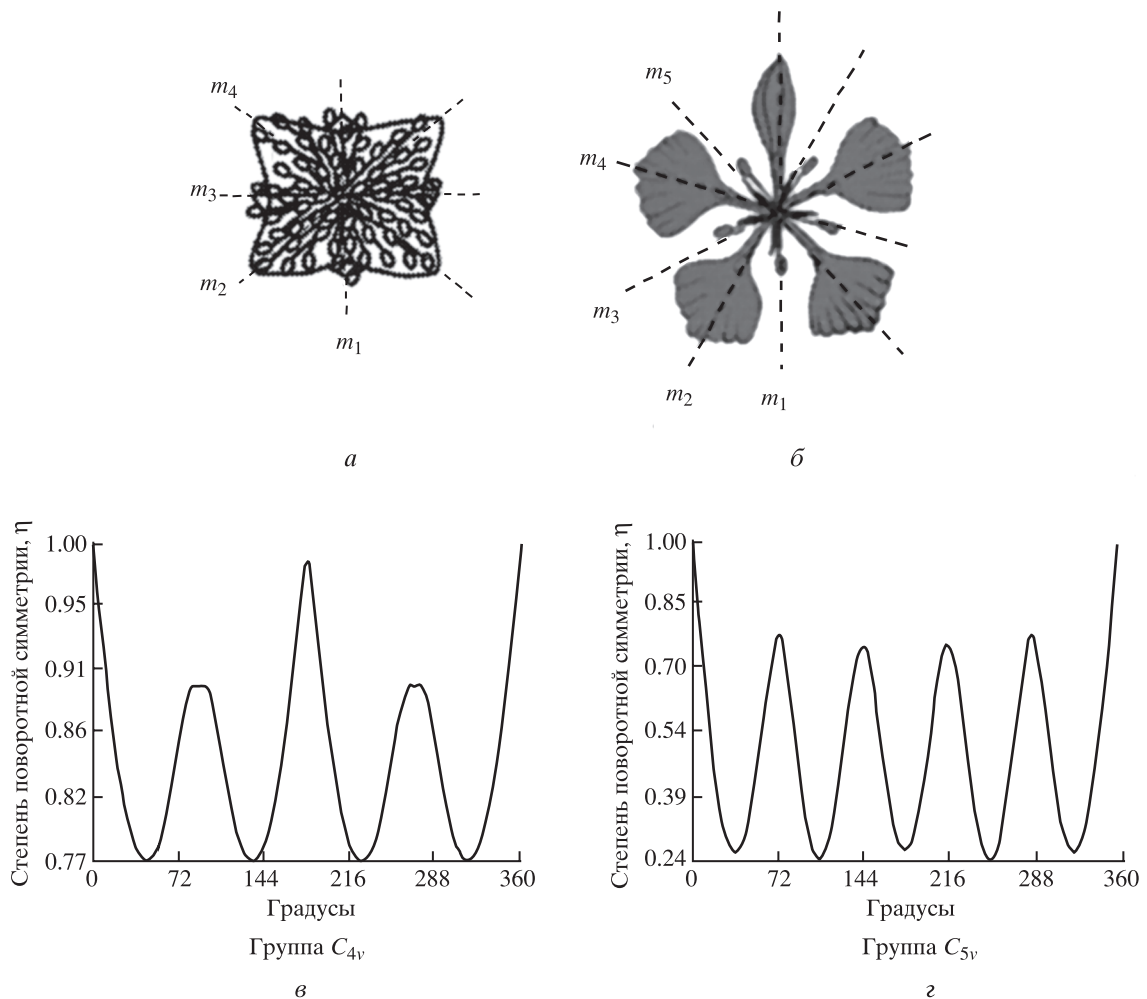


Рис. 9. Псевдосимметрия цветков сем. Fabaceae: *а* – *Pithecellobium polycephalum*; *б* – *Delonix regia*; *в-г* – симметрограммы цветков соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подведем итоги представленных материалов и попытаемся ответить на вопрос, что нового дает применение предложенных подходов для понимания сути структурной организации, функционирования и эволюции биообъектов. Заметим, что термины “симметричный” и “асимметричный”, применяемые в отношении к цветкам от Линнея (Linnaei, 1751; цит. по: Линней, 1989) до настоящего времени, практически целиком основываются на ощущениях естествоиспытателя, полагающегося на свои органы чувств. Оснований не доверять этим ощущениям нет, поскольку ощущения являются отражениями свойств реальности в ЦНС, возникающими в результате воздействия этих свойств на органы чувств. Однако не все цветки, кажущиеся нам “симметричными” или “асимметричными”, являются таковыми в полном объеме этих терминов. И те, и другие – “псевдосимметричны”, но в разной степени, и количественная оценка степени симмет-

ричности является мерой их различия. Подчеркнем, что геометрические характеристики биологических структур, в частности симметрия и псевдосимметрия, как правило, определяют лишь необходимые условия наличия тех или иных свойств данного биообъекта. Поэтому успех применения геометрических методов в биологии возможен лишь вместе с биологическими представлениями и методами. Мы полагаем, что наиболее существенным результатом предлагаемого подхода является возможность количественной оценки псевдосимметрии биообъектов относительно преобразований любого типа с практически неограниченной степенью подробности. В свою очередь количественные подходы дают возможность максимально объективизировать характеристики биообъектов, получить корректные статистические оценки, автоматизировать процедуру расчета зеркальной или поворотной псевдосимметрии как для однородно покрашенного объекта, так и с учетом его тонких особенностей. Наконец, количественные подходы являются необходимой пред-

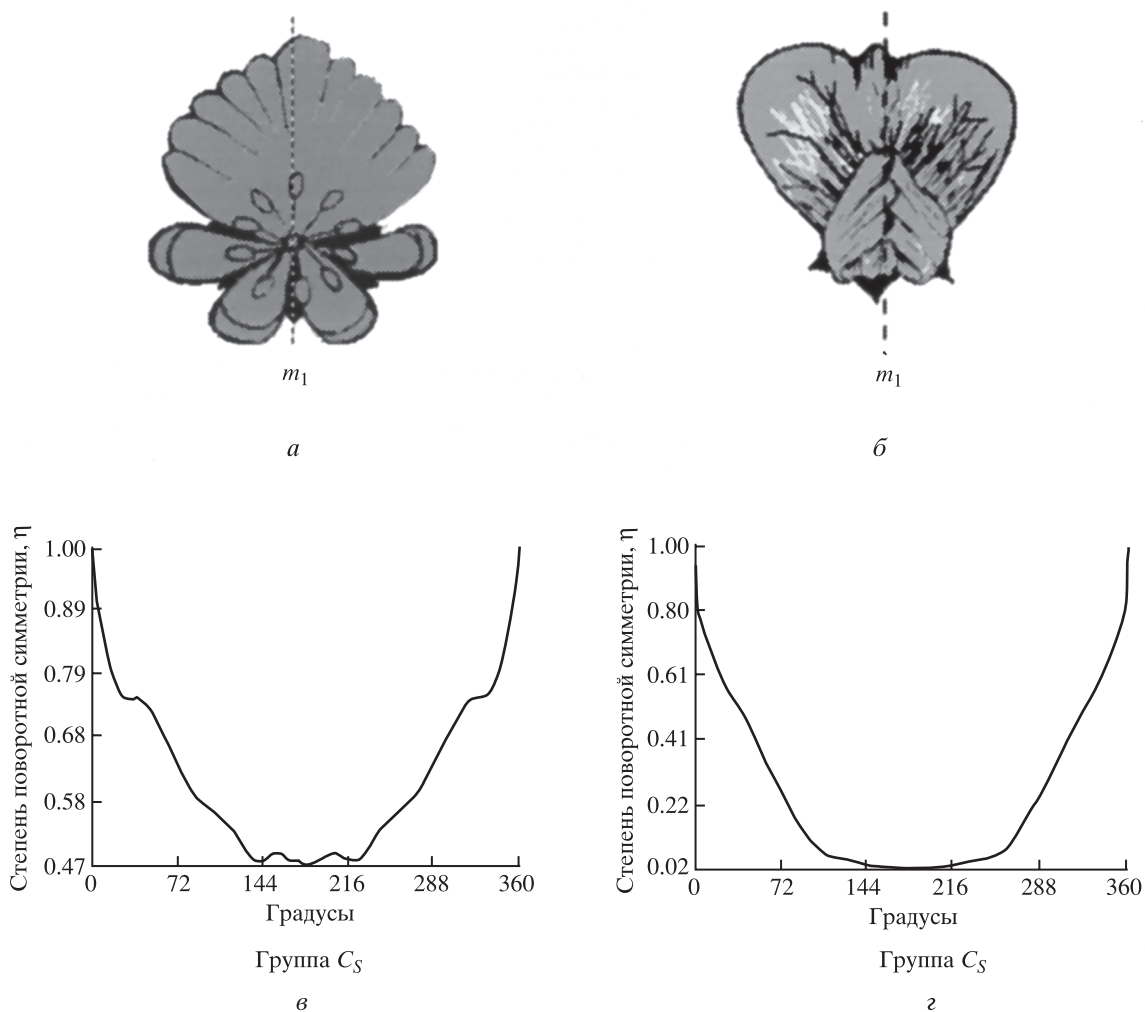


Рис. 10. Псевдосимметрия цветков сем. Fabaceae: *а* – *Camoensia scandens*; *б* – *Pisum sativum*; *в–г* – симметрограммы цветков соответственно.

посылкой возможности применения теории групп для описания псевдосимметрии биообъектов. Уже первые полученные нами результаты свидетельствуют, что теория групп позволяет теоретически предсказать возможные виды симметрии биообъектов, оптимизирует число операций, относительно которых необходимо рассчитывать степень инвариантности биоиндикаторов в процедуре биомониторинга. Для развития биосимметрии как одного из эффективных инструментов познания закономерностей структурной организации биообъектов теория групп, безусловно, является необходимым математическим аппаратом. Поэтому адаптация теории групп к описанию симметрии биообъектов (биосимметрии) важна не только в фундаментальном плане, но и как средство междисциплинарного взаимопонимания между биологами, физиками, кристаллографами и другими специалистами, языком общения между которыми служит математика.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1. 432 с.; Т. 2. 446 с.
- Вейль Г., 1969. Симметрия. М.: Наука. 191 с.
- Войтеховский Ю.Л., Тимофеева М.Г., Степеницков Д.Г., 2006. Принцип Кюри и морфологическое разнообразие колоний *Pandorina morum* (Mull.) Vory (Volvocaceae) // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 3. С. 206–211.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др., 1988. Ботаника. Морфология и анатомия растений: Уч. пособие для студентов пед. ин-тов. М.: Просвещение. 480 с.
- Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И., 2004. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 4. С. 377–385.

- Гелашивили Д.Б., Марычев М.О., Чалкова Н.В., Чупрунов Е.В., Нижгородцев А.А., Мокров И.В., Силкин А.А., 2005. Автоматическая оценка псевдосимметрии листовой пластинки березы повислой // Сб. матер. VIII Всерос. популяционного семинара "Популяции в пространстве и времени". Н. Новгород. С. 60–62.
- Гелашивили Д.Б., Лобанова И.В., Ерофеева Е.А., Наумова М.М., 2007. Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки // Поволжский экол. журн. № 2. С. 106–115.
- Гиляров М.С., 1944. О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. журн. Т. 23. № 5. С. 213–215.
- Заренков Н.А., 2004. Основы биоморфологии. http://www.soil.msu.ru/~invert/main_rus/staff/zarenkov/biomorph.html
- Заренков Н.А., 2005. Симметрии и гомологии геометрии // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 6. С. 503–521.
- Заренков Н. А., 2007. Опыт приложения неклассических симметрий к природным биоморфам // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 6. С. 403–423.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. 216 с.
- Зенкевич Л.А., 1948. Биологическая структура океана // Зоол. журн. Т. 27. № 2. С. 113–124.
- Корона В.В., Васильев А.Г., 2000. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Екатеринбург. 224 с.
- Линней К., 1989. Философия ботаники / Пер. с лат. под ред. М.Э. Кирпичникова. М.: Наука. 456 с.
- Марченко А.О., 1999. Реализация морфогенетического потенциала растительных организмов: калибровочный подход // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 6. С. 654–666.
- Первухина Н.В., 1979. Околоцветник покрытосеменных. Л.: Наука. 111 с.
- Урманцев Ю.А., 1974. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль. 229 с.
- Чалкова Н.В., Марычев М.О., 2004. Методы оценки степени симметрии некоторых биологических объектов // Сб. научных трудов "Структура и свойства твердых тел". Вып. 8. Н. Новгород: Изд-во ННГУ. С. 20–28.
- Чупрунов Е.В., Солдатов Е.А., Тархова Т.Н., 1988. О количественных оценках симметричности кристаллических структур // Кристаллография. Т. 33. № 3. С. 759–761.
- Чупрунов Е.В., Хохлов А.Ф., Фадеев М.А., 2004. Основы кристаллографии. М.: Высш. шк. 496 с.
- Шварц Л., 1965. Математические методы для физических наук. М.: Мир. 412 с.
- Шубников А.В., Концик В.А., 1972. Симметрия в науке и искусстве. М.: Наука. 339 с.
- Donoghue M.J., Ree R.H., Baum D.A., 1998. Phylogeny and evolution of flower symmetry in the Asteridae // Trends Plant Sci. V. 3. P. 311–317.
- Endress P.K., 1999. Symmetry in flowers: diversity and evolution // Int. J. Plant Sci. V. 160. P. 3–23.
- Frey-Wyssling A., 1925. Geometrische Symmetriebetrachtung // Flora. B. 120. S. 87–98.
- Haeckel E., 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von Ch. Darwin reformierte Descendenttheorie. Berlin: B. 1. 574 S.
- Sprengel C.K., 1793. Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen // Vieweg d. Ae. Berlin.

Application of the group theory to description of biological objects pseudosymmetry

D. B. Gelashvili, E. V. Chuprunov, M. O. Marychev, N. V. Somov,
A. I. Shirokov, A. A. Nizhegorodtsev

N.I. Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod 603095 Nizhi Novgorod, Pr. Gagarina, 23
e-mail: ecology@bio.inn.ru

The application of the group theory to description of biological objects pseudosymmetry is introduced and substantiated by the example of rotatory symmetry of actinomorphic and zygomorphic flowers. Problems of biosymmetries terminology are considered; point symmetry elements are characterized as being applied to description of flower symmetry; central constructs of the group theory are stated. Application of the Curie principle to biological objects is outlined. Algorithms for quantitative assessment of flower pseudosymmetry are given; the description is made of flower pseudosymmetry in the terms of the group theory, including evolutionary aspect.

The conclusion is made that adaptation of the group theory to description of biological objects symmetry (biosymmetries) is important not only in fundamental respect but also as a tool of inter-disciplinary mutual understanding between biologists, physicists, crystallographers and other specialists whose communicative language is mathematics.