



ПСЕВДОСИММЕТРИЯ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

2016



100 ЛЕТ  
УНИВЕРСИТЕТ  
ЛОБАЧЕВСКОГО

Д.Б. ГЕЛАШВИЛИ, Е.В. ЧУПРУНОВ,  
Н.В. СОМОВ, М.О. МАРЫЧЕВ, А.А. НИЖЕГОРОДЦЕВ,  
И.Н. МАРКЕЛОВ, В.Н. ЯКИМОВ

# ПСЕВДОСИММЕТРИЯ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Национальный исследовательский  
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

**Д.Б. Гелашвили, Е.В. Чупрунов, Н.В. Сомов, М.О. Марычев,  
А.А. Нижегородцев, И.Н. Маркелов, В.Н. Якимов**

# ПСЕВДОСИММЕТРИЯ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

*Монография*

Под общей редакцией  
проф. Д.Б. Гелашвили и проф. Е.В. Чупрунова

Нижний Новгород  
Издательство Нижегородского государственного университета  
2016

УДК 57.018.722  
ББК Е 864.417.7 + Е 991-72 + Е 991.77-72  
П 86

*Рецензент:*

чл.-корр. РАН, доктор биологических наук **Г.С. Розенберг**  
(Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти)

**Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Сомов Н.В., Марычев М.О., Нижегородцев А.А., Маркелов И.Н., Якимов В.Н.**

П 86 **Псевдосимметрия в живой природе:** монография / Под общ. ред. проф. Д.Б. Гелашвили и проф. Е.В. Чупрунова. – Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2016. – 363 с.

ISBN 978-5-91326-333-9

Рассмотрены теоретические вопросы псевдосимметрии биологических объектов, включая применение теории групп, приведено описание программных продуктов, позволяющих автоматизировать вычисление показателей инвариантности (псевдосимметрии) 2D- и 3D-изображений биообъектов.

Для специалистов и широкого круга читателей, интересующихся вопросами симметрии, псевдосимметрии и биосимметрии.

*Печатается по решению Ученого совета ННГУ*

*Подготовлено в соответствии с Планом мероприятий по реализации программы повышения конкурентоспособности ННГУ среди ведущих мировых научно-образовательных центров на 2013–2020 гг.*

ISBN 978-5-91326-333-9

УДК 57.018.722  
ББК Е 864.417.7 + Е 991-72 + Е 991.77-72

© Д.Б. Гелашвили, Е.В. Чупрунов, Н.В. Сомов, М.О. Марычев, А.А. Нижегородцев, И.Н. Маркелов, В.Н. Якимов, 2016

© Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского, 2016

Ministry of Education and Science of the Russian Federation  
National Research  
Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod

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

# PSEUDOSYMMETRY IN LIVING NATURE

*A monograph*

Under the general editorship of  
Prof. D.B. Gelashvili and Prof. E.V. Chuprunov

Nizhni Novgorod  
Nizhni Novgorod State University Press  
2016

UDC 57.018.722  
LBC E 864.417.7 + E 991-72 + E 991.77-72  
P 86

*Reviewer:*

**G.S. Rozenberg**, Corresponding Member of the RAS, Doctor of Sciences (Biology)  
(RAS Institute for the Volga Basin Ecology, Togliatti)

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

P 86 **Pseudosymmetry in Living Nature:** a monograph / Under the general editorship of Prof. D.B. Gelashvili, Prof. E.V. Chuprunov. – Nizhni Novgorod: Nizhni Novgorod State University Press, 2016. – 363 p.

ISBN 978-5-91326-333-9

This monograph considers theoretical issues of pseudosymmetry in biological objects, including group theory applications; software products enabling automated calculation of pseudosymmetry invariance indicators for 2D and 3D images of biological objects are described.

The book is intended for a wide range of readers and professionals who are interested in symmetry, pseudosymmetry and biosymmetrics.

*Published by the decision of the UNN Academic Council*

*Prepared in accordance with the Action plan for implementation of the program  
to enhance the competitiveness of UNN among the world's leading  
scientific and educational centers in 2013–2020.*

ISBN 978-5-91326-333-9

UDC 57.018.722  
LBC E 864.417.7 + E 991-72 + E 991.77-72

© D.B. Gelashvili, E.V. Chuprunov, N.V. Somov,  
M.O. Marychev, A.A. Nizhegorodtsev, I.N. Markelov,  
V.N. Yakimov, 2016  
© Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod,  
2016

**Н**аучно-технический прогресс ставит все новые и все более сложные задачи перед высшим образованием и его флагманами – университетами. Хорошо известно, что одной из характерных черт современного высшего образования является его междисциплинарный характер, поскольку именно на «стыке» наук рождаются новые прогрессивные идеи и технологии. Поэтому не удивительно, что именно классические университеты, по природе своей являющиеся мультидисциплинарными и сочетающие фундаментальные исследования с прикладными разработками, должны адекватно и с опережением реагировать на вызовы стремительно меняющегося мира. В современной России такими точками роста стали национальные исследовательские университеты и в их числе один из первых подобных университетов – Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (ННГУ). Работы ученых ННГУ в области естественных наук (математики, физики, химии, а в последние годы и нейробиологии) широко известны. Новая работа нижегородцев – новый шаг по использованию теории симметрии в биоэкологии – несомненно, заслуживает внимания. В настоящее время теория симметрии широко используется в физике и химии. Например, в кристаллографии теория симметрии служит методологической основой описания и исследования не только внешней огранки кристаллов, но и их атомного строения. В свою очередь, именно кристаллографии обязана современная наука концепцией обобщенной симметрии. Тем не менее попытки кристаллографов распространить учение о симметрии среди биологов наталкиваются на известные трудности, связанные как с недостаточной математической культурой биологов, так и с известным анахронизмом в применении ряда понятий симметрии к биологическим объектам и их трактовке. Справедливости ради надо сказать, что симметрологический подход в биологии в последнее время укрепляет свои позиции, и права гражданства завоевывает новое научное направление – биосимметрика, нашедшее свое применение благодаря усилиям энтузиастов и в вузах, например в МГУ им. М.В. Ломоносова.

Предлагаемая вниманию читателя книга – важный шаг в этом направлении, и ее отличают два важных момента: коллективизм и междисциплинарный подход. Объединив свои усилия и творческий потенциал, физики и биологи Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского подготовили весьма интересную по содержанию и оригинальную по компоновке материала книгу, посвященную вопросам псевдосимметрии биообъектов. Под одной обложкой читатель найдет не только подробную инструкцию пользователя программных продуктов для вычисления псевдосимметрии, но и теоретическое обоснование используемых алгоритмов, примеры интерпретации полученных результатов с применением теоретико-группового анализа и, наконец, обширный справочный материал, включая весьма познавательный «Биографический словарь».

Уверен, что эта книга найдет своего заинтересованного и благодарного читателя в лице бакалавров, магистров, аспирантов, а также преподавателей и специалистов, интересующихся вопросами биосимметрии.

*Ректор МГУ им. М.В. Ломоносова  
академик РАН В.А. Садовничий*

Книга Природы написана языком математики.

*Г. Галилей*<sup>\*1</sup>

Эта книга – результат творческого сотрудничества физиков-кристаллографов и биологов-экологов Нижегородского госуниверситета им. Н.И. Лобачевского, благодаря которому взаимное проникновение и обогащение биологии и кристаллографии стало фактом. Были проведены обучающие семинары, на которых биологи знакомились с основами теории симметрии (Е.В. Чупрунов), опубликованы в ведущих биологических журналах результаты совместных исследований по симметрии (псевдосимметрии) биообъектов (Гелашвили и др., 2004, 2007, 2010; Маркелов и др., 2014), в свою очередь, вопросы псевдосимметрии биообъектов нашли отражение в литературе по кристаллографии (Чупрунов, 2006; 2015); защищены кандидатские диссертации (Радаев, 2001; Логинов, 2004; Мокров, 2005; Нижегородцев, 2010; Маркелов, 2014).

Важным фактором, обеспечившим прогресс в области изучения псевдосимметрии биообъектов и применения полученных результатов с практическими целями в процедуре биомониторинга, стало создание пакета прикладных программ PseudoSymmetry и его версий (Чупрунов и др., 2001; Чалкова, Марычев, 2004; Сомов, Чупрунов, 2014), позволяющих автоматизировать процесс вычисления степени псевдосимметрии как двумерных (плоских), так и трехмерных (объемных) биообъектов. Методологической основой разработки программных продуктов явились методы теории симметрии и теории групп (лежащие, в частности, в основе кристаллографии), а также возможности современной вычислительной техники.

В частности, была разработана программа расчета степени псевдосимметрии относительно зеркального отражения для листовых пластинок растений. Она позволяет рассчитывать зеркальную псевдосимметрию как для однородно закрашенной листовой пластинки, так и с учетом яркости пикселей. Практически удобным и необходимым для компьютерной обработки способом выявления таких особенностей является получение цифрового яркостного изображения исследуемого объекта. При этом можно получить числовую матрицу, которая содержит информацию о яркостях пикселей (единичных квадратных элементов) изображения объекта. При получении изображения с достаточно высоким разрешением пиксели достаточно малы и могут соответствовать мельчайшим видимым деталям объекта.

Аналогичная идеология лежит в основе методики вычисления степени поворотной псевдосимметрии венчика цветка. Получая детальное оцифрованное изображение венчика, поворачивая его на произвольный угол и совмещая с исходным изображением, можно вычислить степень совпадения этих изображений, то есть получить степень поворотной псевдосимметрии как функцию угла поворота. В итоге получаем так называемую поворотную симметрограмму, дающую исчерпы-

---

<sup>1</sup> Звездочкой обозначены персоналии, включенные в «Биографический словарь».

вающую информацию о поворотной псевдосимметрии биообъекта. По набору характерных максимумов на симметрограмме можно судить о порядке оси симметрии, наиболее соответствующей данному биообъекту, а по значениям псевдосимметрии в этих максимумах – о том, насколько форма объекта отличается от идеально симметричной. Поворотная симметрограмма, следовательно, может являться неким «паспортом» исследуемого объекта и использоваться для накопления и обработки значительных массивов данных для родственных объектов.

Следующим логическим шагом стала разработка представленных в этой книге методов количественной оценки псевдосимметрии биообъектов, учитывающих их объем, что, в свою очередь, потребовало для корректного описания их формы и симметрии необходимость использования трехмерных, так называемых 3D-изображений. С помощью трехмерной графики можно и создать точную копию конкретного предмета, и разработать новое, даже нереальное представление до сего момента не существовавшего объекта. Трехмерная графика активно применяется для создания изображений на плоскости экрана или листа печатной продукции в науке и промышленности, например в системах автоматизации проектных работ (САПР; для создания твердотельных элементов: зданий, деталей машин, механизмов), архитектурной визуализации (сюда относится и так называемая виртуальная археология), в современных системах медицинской и биологической визуализации, в частности, одной из ведущих количественных оценок биообъекта в целом является SVR (Surface-to-Volume Ratio), непосредственно отражающее потенциальную активность поверхностного обмена объекта со средой, требующее 3D-реконструкции биообъекта.

Предлагаемая вниманию читателя книга ориентирована в первую очередь на студентов-биологов (бакалавров, магистров и аспирантов), имеющих физико-математическую подготовку в пределах университетских курсов и планирующих использовать методологию теории симметрии и теории групп при выполнении своих научных исследований.

**Благодарности.** Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарности профессору Г.А. Ануфриеву и профессору А.Г. Охапкину за помощь и консультации при определении систематического положения объектов исследований; директору Ботанического сада ННГУ к.б.н. А.И. Широкову за конструктивное сотрудничество и представленные экземпляры орхидей; зав. сектором зоологических коллекций музея ННГУ А.В. Муханову за представленные экземпляры морских звезд и ежей. Мы благодарны нашим коллегам по кафедре экологии Института биологии и биомедицины и кафедре кристаллографии и экспериментальной физики физического факультета ННГУ за дружескую поддержку на всех этапах работы над книгой. Наши слова благодарности обращены также к нашим родным и близким, которые терпеливо выдерживают совместное проживание с людьми, чей интерес к кристаллам связан отнюдь не с бриллиантами, а увлеченность симметрией ископаемых морских ежей только из сочувствия можно назвать чудачеством.

*И очень важно, что эта книга выпускается в год  
100-летия Национального исследовательского Нижегородского  
государственного университета им. Н.И. Лобачевского – нашей Alma Mater,  
и мы с благодарностью и почтением преподносим ее нашему Университету.*



---

# ВВЕДЕНИЕ

Отношения симметрии между математическими идеями и физическим миром, равно как и симметрия между нашим чувством красоты и наиболее важными математическими формами, представляют собой глубокую и, быть может, неразрешимую загадку.

Никто из нас не знает, почему красота есть истина, а истина – красота. Все, что нам остается – это созерцать бесконечное разнообразие их взаимоотношений.

*И. Стюарт\**

Слова И. Стюарта из его превосходной книги «Истина и красота: Всемирная история симметрии», вынесенные в эпиграф, отражают кажущуюся мистической связь между красотой и научной истиной, которую удивительным образом чувствуют те люди, которым посчастливилось приблизиться к пониманию истины. Вот несколько хорошо известных из истории науки примеров, на которые ссылается и И. Стюарт.

Поль Дирак\* – один из создателей квантовой механики, лауреат Нобелевской премии по физике 1933 года – полагал, что законы природы должны быть не только математическими, но и красивыми. Для П. Дирака красота и истина были двумя сторонами одной монеты и математическая красота в сильной степени подсказывала физическую истину. В соответствии со своими радикальными взглядами он утверждал, что предпочтет прекрасную теорию правильной и что красота представляет большую ценность, чем простота: «Исследователь в своих усилиях выразить фундаментальные законы природы в математическом виде должен главным образом стремиться к красоте. Он должен принимать во внимание и простоту, но в подчинении у красоты... Там же, где они вступают в конфликт, следует отдавать предпочтение красоте». Сведущие в математике могут возразить, что дираковская концепция красоты отлична от общепринятой математиками. П. Дирак в своих работах не всегда придерживался логической строгости, и многие его работы содержали логические скачки – достаточно указать на его знаменитую дельта-функцию<sup>2</sup>, обладающую внутренне противоречивыми свойствами. Однако П. Дирак весьма эффективно использовал эту функцию в своих работах, а когда, в конце концов, математики дали строгую математическую формулировку его идеи, красота дельта-функции перестала вызывать сомнения. Конечно, из этого не сле-

---

<sup>2</sup> Функция  $\delta(x)$  не равна нулю только в точке  $x=0$ , где она обращается в бесконечность таким образом, чтобы ее интеграл по любой окрестности  $x=0$  был равен 1. В этом смысле понятие дельта-функции аналогично физическим понятиям точечной массы или точечного заряда. Для понимания интеграла полезно представить себе некую фигуру на плоскости с единичной площадью, например треугольник. Если уменьшать основание данного треугольника и увеличивать высоту так, чтобы площадь была неизменной, то в предельном случае мы получим треугольник с малым основанием и очень большой высотой. По предположению его площадь равна единице, что и показывает интеграл. Вместо треугольника можно без ограничения общности использовать любую фигуру.

дует, что математическая красота *тождественна* физической истине, а следует то, что она *необходима* для достижения физической истины. Известно, что много прекрасных теорий гибли при столкновении с данными эксперимента. Т. Хаксли\* по этому поводу заметил: «...наука – это вышколенный и организованный здравый смысл, где погибло немало прекрасных теорий, убиенных уродливыми фактами».

В унисон П. Дираку вторит великий Г. Вейль\*, соединивший в своих исследованиях теорию групп и физику: «В своих работах я всегда пытался соединить истину с красотой, и когда мне приходилось выбирать между ними, я обычно останавливал свой выбор на красоте». Между прочим, именно Г. Вейль из *соображений симметрии* показал, что предсказанное П. Дираком состояние электрона в виде так называемой «дыры» не является протоном, а должно иметь массу электрона (антиэлектрон). Антиэлектрон был открыт спустя несколько лет и получил название позитрона.

Ну и, наконец, основатель квантовой механики В. Гейзенберг\* в письме А. Эйнштейну\* пишет: «Вы можете возразить, что говоря о простоте и красоте, я ввожу эстетические критерии истины, и я честно признаюсь, что меня в сильной степени привлекают красота и простота математических схем, которые нам предлагает природа. Вам должно быть это знакомо – почти пугающая простота и целостность связи, которые природа неожиданно перед нами раскрывает».

Но вернемся к симметрии, ради которой и были процитированы высказывания великих ученых XX в. Попытки определить понятие симметрии привели к осознанию, что симметрия – это не число и не форма, а специальный вид преобразований пространства, т.е. некоторый способ, как говорит И. Стюарт, «шевелить» объект. Если объект после преобразования выглядит неизменным (изометрическое преобразование), следовательно, данное преобразование представляет собой симметрию. Например, квадрат после поворота на  $90^\circ$  выглядит, как и прежде. Последствия этой, на первый взгляд, простой идеи более чем серьезные. Так, теория относительности А. Эйнштейна основана на принципе, согласно которому все законы физики должны оставаться неизменными во всех точках пространства и с течением времени. Это значит, что законы должны быть симметричны относительно движений в пространстве и течения времени. Несмотря на то, что свойства симметрии относятся к числу самых фундаментальных свойств физической системы, не все законы природы инвариантны к любым преобразованиям. Так, *геометрический принцип подобия* неприменим к физическим законам, о чем догадался еще Г. Галилей, указав, что законы природы несимметричны относительно изменения масштаба<sup>3</sup>.

Одной из фундаментальных задач биологии является разграничение изменчивости форм и размеров морфологических объектов. В биологии традиционно существует геометрическое континуальное видение организмов как целостных форм (Заренков\*, 2009). Законы телосложения организмов воплощены не только во внешней форме, но и в структурных элементах: органах, клетках, оргanelлах, макромолекулах, в биологической литературе называемых биоморфами<sup>4</sup>. При

---

<sup>3</sup> См. приложение «Р. Фейнман. Симметрия физических законов».

<sup>4</sup> Однако Клиффорд Пикоувер предложил термин «биоморфа» для обозначения особым образом построенных алгебраических фракталов, внешним видом напоминающих одноклеточные организмы (от греч. *bios* – жизнь и *morphe* – форма), – жизненные формы, определяемые систематическим положением видов, их формами роста и биологическими ритмами. К особым группам биоморф относятся, например, лишайники, мхи, хвощи, плауны, папоротники. Основными биоморфами среди высших растений являются деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички, полутравы и травы. В мире жи-

этом каждая из биоморф не только наделена собственной симметрией, но и связана отношением симметрии с другими биоморфами. Это видение биоморф представляет в биологии традиции геометрии, а соответствующий раздел биологии Ю.А. Урманцев\* (1965) назвал биосимметрикой. Однако первые работы по обоснованию и развитию геометрического подхода, направленного именно на сравнение форм биообъектов, принадлежат Д'Арси Томпсону\* (Thompson D'Arcy, 1917), который впервые предложил использовать трансформационную решетку для иллюстрации взаимопревращения разных форм.

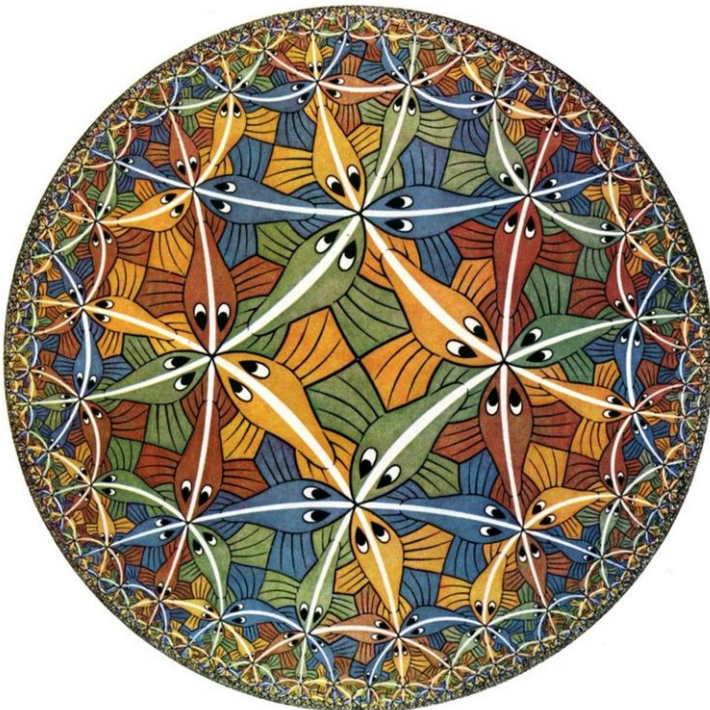
Как известно, каждая структура может претерпевать неизометрические и изометрические преобразования. К неизометрическим изменениям относят растяжение, сжатие, скашивание, которые приводят к изменению формы объекта. Ко вторым относятся поворот вокруг прямой линии; отражения относительно плоскости (зеркальные отражения); отражения относительно точки; параллельные переносы пространства как целого. Именно эти изометрические преобразования (симметрии) рассматриваются в кристаллографии.

В дальнейшем предметом нашего изложения будет, в основном, именно симметрия (точнее – псевдосимметрия, т.е. неполная симметрия) биообъектов, важность изучения которой можно проиллюстрировать следующим примером. Хорошо известно, что в морфологии растений исторически сложившаяся практика описания степени симметрии цветка во многом основана на субъективном восприятии геометрии цветка, с последующей формализацией с применением устоявшейся терминологии. Так, в ботанике термин «актиноморфный» применяется к так называемым «правильным» цветкам, обладающим поворотной симметрией. Однако визуально трудно или даже невозможно определить, насколько цветок одного вида «правильнее» цветка другого вида. Кроме того, приведенная дефиниция не учитывает возможность зеркальной симметрии у актиноморфных цветков. Напротив, у зигоморфных цветков, в случае их так называемой моносимметричности, считается достаточным провести только одну плоскость зеркальной симметрии и игнорируется возможность поворотной симметрии. Вне зависимости от строгости применяемой терминологии, следует подчеркнуть одно весьма важное обстоятельство: все используемые дефиниции по умолчанию обращаются к *идеальной симметрии*. Однако природные объекты, в том числе, разумеется, цветки, являются *в той или иной степени симметричными, т.е. псевдосимметричными*. Следовательно, количественная оценка псевдосимметричности биообъектов является необходимым элементом их характеристики как предмета изучения биосимметрии. Методы количественной оценки псевдосимметричности биообъектов, изложенные в настоящей книге, позволяют характеризовать тип симметрии в ручном и автоматическом режиме для двумерных (2D) и трехмерных (3D) случаев, а также строить симметрограммы и определять точечные кристаллографические группы симметрии.

---

вотных классификация биоморф менее разработана. Назовем в качестве примера такие группы биоморф, как птицы, рыбы, или такие биоморфы, как бегающие хищники, бегающие травоядные, прыгающие травоядные (тушканчик, кафрский долгоног, кенгуру). (Ср. экоморфы и экобиоморфы.)

СИММЕТРИЯ КАК ПАРАДИГМА  
ЕСТЕСТВЕННО-НАУЧНОЙ  
КАРТИНЫ МИРА



М. Эшер. Циклический предел III. 1959, гравюра на дереве



...боги сотворили свои законы только приближенно симметричными, чтобы мы не завидовали их совершенству.

Р. Фейнман\*

## 1.1. СИММЕТРИЯ И ПСЕВДОСИММЕТРИЯ

**Е**ще в древние времена люди поняли, что красота тесно связана с симметрией. Симметрия является той идеей, посредством которой человек на протяжении всей своей истории пытается создать порядок и красоту. Например, в древнегреческих скульптурах соблюдались пропорции между левой и правой частями человеческого тела, что позволяло соблюдать правильность геометрических форм и зеркальной симметрии. Платон\* считал, что математические законы, управляющие природой, являются источником симметрии в природе, а субъективно-интуитивное отображение этой симметрии скульптором является источником симметрии в искусстве.

Г. Вейль (1968) приводит примеры использования зеркальной или геральдической симметрии шумерами на вазах. Известны симметричные эмалевые сфинксы из дворца Дария в Сузах, построенного во времена греко-персидских войн. Спустя тысячи лет можно проследить проявление того же влияния в украшении на ограде алтаря собора в Торчелло (Италия) XI века н. э. Павлины, пьющие из источника в виде пинии среди виноградных листьев, – это древнехристианский символ бессмертия, но структурная геральдическая симметрия – восточного происхождения.

К времени Пифагора\* и пифагорейцев понятие симметрии было оформлено достаточно четко. Пифагорейцы выделили 10 пар противоположностей, среди них *правое* и *левое*. Понятия *правого* и *левого* в теории симметрии имеют фундаментальное значение, поскольку, пользуясь *правыми* и *левыми* асимметричными образцовыми фигурами, неправильными треугольниками, тетраэдрами и применяя соответствующие элементы симметрии, можно построить теорию симметрии различных измерений.

Сама же теория симметрии с этой точки зрения предстает как учение о симметрии специфических противоположностей – *правого* и *левого*, кроме того, изучение природы с точки зрения *правого* и *левого* в дальнейшем привело к одной из важнейших проблем естествознания – к проблеме правизны и левизны.

По современным представлениям симметрия (от греч. *συμμετρία* – соразмерность) представляет собой фундаментальную особенность природы, охватывающую все формы движения и организации материи. Симметрия характерна не только для кристаллов, но и для всевозможных некристаллических твердых тел и является важнейшим свойством самых разнообразных физических систем. Симметрия – понятие, характеризующее переход объектов в самих себя или друг в друга при осуществлении над ними определенных преобразований (преобразований симметрии).

Понятие симметрии тесно связано с понятием относительного равенства физических и геометрических объектов или их составных частей. *Два объекта (или две части системы) называются равными относительно некоторого признака, если они оба обладают этим признаком.* Так, две вершины правильного треугольника равны друг другу относительно того, что в каждой из них сходятся две прямые

линии под углом  $120^\circ$ , однако они не равны друг другу по ряду других признаков, например относительно их ориентации в пространстве. Основные грани разных кристаллических образцов одного и того же вещества могут быть различны геометрически (т.е. иметь разные размеры и форму), но обладать идентичными физическими свойствами. Некоторое свойство, относительно которого рассматривается равенство исследуемой системы, обычно называется *симметрическим признаком*.

*Будем называть симметричным такой объект, который состоит из частей, равных относительно какого-либо признака или набора признаков.* Проверить равенство объектов или частей системы можно с помощью некоторого преобразования, которое совмещает равные объекты или части одного и того же объекта относительно заданных признаков. При этом совмещение нужно понимать в самом широком смысле, который определяется признаком равенства. Таким образом, можно дать следующее определение симметрии.

*Симметрия есть инвариантность физической, математической или геометрической системы по отношению к различного рода преобразованиям* (Чупрунов и др., 2004).

Наиболее известным является геометрический признак, под которым обычно понимается геометрическое равенство, т.е. совместимость и неразличимость при наложении одной системы на другую.

Типы преобразований, относительно которых инвариантна данная система, определяют различные *типы симметрии*. В качестве таких преобразований могут рассматриваться пространственные движения, преобразования подобия, закономерные изменения каких-либо негеометрических параметров (например, направления магнитных моментов атомов), а также их сочетания. Кристаллическое пространство инвариантно относительно множества параллельных переносов на векторы трансляции, т.е. кристаллическое пространство всегда обладает некоторой симметрией. Эти типы симметрии и их сочетания, которые, в свою очередь, также являются изометрическими преобразованиями, применимы и к биологическим объектам, что не раз подтверждалось рядом авторов (Вейль, 1968; Урманцев, 1974; Заренков, 2009).

Традиционно различают симметрию *классическую* и *обобщенную*. Под *классической симметрией* понимается инвариантность систем относительно изометрических преобразований, т.е. таких преобразований пространства, которые не меняют расстояния между любыми точками пространства или, что то же самое, оставляют неизменным скалярное произведение двух любых векторов в пространстве. В трехмерном пространстве существует 4 типа изометрических преобразований:

- 1) поворот вокруг прямой линии;
- 2) отражения относительно плоскости (зеркальные отражения);
- 3) отражения относительно точки (инверсия);
- 4) параллельные переносы пространства как целого.

Очевидно, что любые сочетания перечисленных изометрических преобразований (т.е. последовательно выполненные движения) в свою очередь являются изометрическими преобразованиями. В случае классической симметрии в качестве признака обычно берется геометрическое равенство.

Рассмотрим несколько примеров систем с классической симметрией.

1. Правильный  $n$ -угольник инвариантен относительно поворотов вокруг оси, перпендикулярной его плоскости и проходящей через его центр, на углы

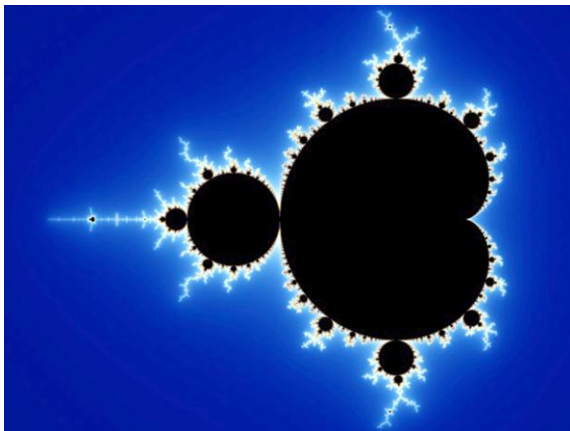


Рис. 1.1. Фрактал Мандельброта\*

$(360^\circ/n)t$ , где  $t$  – любое целое число. Это означает, что совмещаются все стороны исходного и преобразованного многоугольников. В частности, квадрат инвариантен относительно поворотов на углы  $90^\circ$ ,  $180^\circ$ ,  $270^\circ$  и  $360^\circ$ .

2. Изображенная на рис. 1.1 геометрическая фигура (фрактал Мандельброта) инвариантна относительно отражения в плоскости симметрии, перпендикулярной плоскости рисунка и делящей фигуру горизонтально на две части.

*Обобщенная симметрия* предполагает равенство объектов и составных частей системы относительно преобразования множества негеометрических признаков или инвариантность относительно неизометрических преобразований. Негеометрический признак обычно обозначается числом или цветом. При этом система может быть также инвариантна относительно изометрических преобразований. Операция, которая действует на негеометрические параметры, может представлять собой комбинацию изометрической операции и обобщенной. К обобщенной симметрии относятся, например, черно-белая и цветная симметрии, симметрия подобия и т.д.

Приведем несколько примеров систем с обобщенной симметрией.

На рис. 1.2А приведена система из двух равных треугольников, которые отличаются соответственно черным и белым цветом. Для такой системы характерна черно-белая симметрия<sup>5</sup>.

---

<sup>5</sup> Общее определение классической симметрии включает понятие геометрического равенства, т.е. равенства объекта самому себе при симметрических преобразованиях: поворотах, отражениях, инверсии, обеспечивающих неизменность расстояний между точками объекта и соответственно углов между преобразованными прямыми и плоскостями. При этом симметрические преобразования могут быть либо без трансляций (переносов), либо трансляционными – содержать параллельные переносы. Однако, поскольку для описания ряда симметрических свойств физических объектов в трехмерном пространстве только одного геометрического равенства может оказаться недостаточно, удобно ввести четвертую переменную, имеющую определенный физический смысл: время, знак заряда, цвет, спин и т.д. Если такая переменная имеет лишь два противоположных значения, то описание может быть проведено с использованием понятия *антисимметрия* – *черно-белая симметрия*, если же значений больше двух, то с помощью понятия *многоцветная симметрия*.



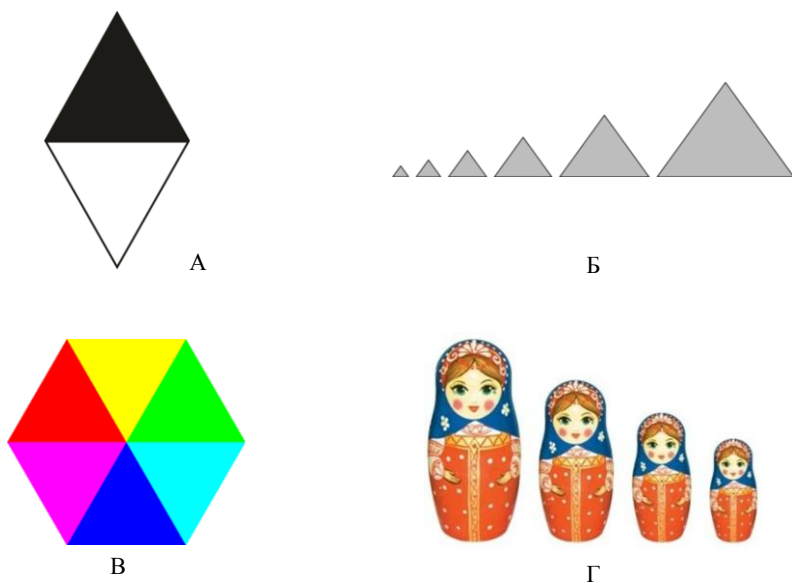


Рис. 1.2. Примеры геометрических систем с обобщенной симметрией: геометрические системы с черно-белой (А) и цветной (В) симметрией; фрагмент бесконечной последовательности правильных треугольников (Б) и матрешек (Г), инвариантных относительно комбинации параллельного переноса и преобразования подобия

Далее. Все правильные  $n$ -угольники с равными значениями числа  $n$ , но с разными размерами инвариантны относительно преобразования подобия. На рис. 1.2Б приведен фрагмент последовательности правильных треугольников, которые инвариантны относительно преобразования, представляющего собой комбинацию параллельного переноса и преобразования подобия. То же справедливо для матрешек (1.2Г), у которых отношение высот или угол роста является неизменной величиной, характеризующей симметрию подобия.

На рис. 1.2В приведен правильный шестиугольник, который инвариантен относительно поворотов на углы  $60^\circ$ ,  $120^\circ$ ,  $180^\circ$ ,  $240^\circ$ ,  $300^\circ$  и  $360^\circ$  с одновременным «перекрашиванием» его составных частей. Здесь цвет может означать некоторое физическое свойство, значение которого дискретно изменяется при указанных поворотах. Данный шестиугольник представляет собой пример системы с цветной симметрией.

При решении прикладных задач часто возникает необходимость преобразовать заданную область в область более простого вида, причем так, чтобы сохранялись углы между кривыми (рис. 1.3). Преобразования, наделенные таким свойством, позволяют успешно решать задачи аэро- и гидродинамики, теории упругости, теории полей различной природы и многие другие<sup>6</sup>. Одним из первых успешно применил такого рода преобразования, позже названные конформными (круговыми), голландец Меркатор, использовавший их в картографии более 400 лет назад.

Формально права самостоятельной геометрии конформная геометрия обрела в 1872 г., когда Ф. Клейн в своей Эрлангенской программе ввел понятия «конформного

<sup>6</sup> Мы вернемся к этому вопросу позже при обсуждении псевдосимметрии цветка.

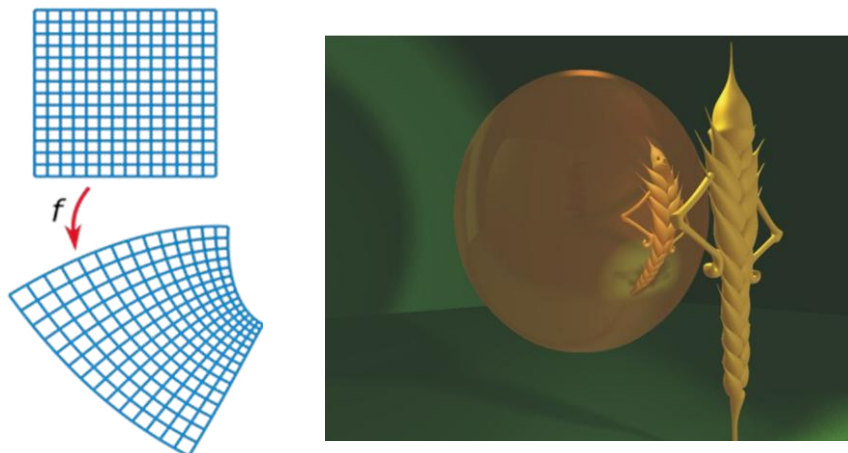


Рис. 1.3. Примеры конформного отображения

пространства», конформной группы, которую он называл «группой обратных радиусов», разработал проективную интерпретацию конформной геометрии, развил представление о конформной геометрии как особой геометрии, которая имела бы основной группой совокупность всех преобразований, получаемых соединением группы преобразований евклидовой геометрии с преобразованиями посредством обратных радиусов. Широкие возможности конформных симметрий, в частности, следуют из того, что обычные прямая линия и плоскость могут считаться, соответственно, окружностью и сферической поверхностью бесконечно большого радиуса. В этом случае следует признать, что обычные симметрии пользуются своего рода предельными элементами симметрии. Более богатыми возможностями обладают конформные преобразования, осуществляемые посредством сферы и круга.

В этом виде симметрии, сохраняющей углы, любое преобразование можно представить как некоторую последовательность инверсий. Инверсией относительно окружности с центром  $O$  и радиусом  $R$  называется преобразование, которое каждой точке  $A$  ставит в соответствие точку  $A_1$ , лежащую на луче  $OA$  и удаленную от  $O$  на расстояние  $R^2/OA$ : отсюда и название «преобразование посредством обратных радиусов»: радиусы – расстояния от точки  $O$  до точек  $A$  и  $A_1$  обратны друг другу. Легко видеть, что при инверсии точки, лежащие вне окружности, переходят внутрь нее, а точки, лежащие внутри, – наружу; поэтому, собственно, преобразование и называется инверсией. Точки окружности при инверсии преобразуются сами в себя. Инверсия относительно одной и той же окружности, примененная два раза, возвращает точку в прежнее положение: таким образом, обратным к инверсии преобразованием является та же самая инверсия. Построить образ точки при инверсии несложно: если точка лежит внутри окружности, то надо провести через эту точку диаметр и перпендикулярную ему хорду, а затем найти точку пересечения касательных к окружности в концах хорды. Если же исходная точка лежит вне окружности, то надо провести из этой точки касательные к окружности, соединить их и найти точку пересечения получившейся хорды с прямой, которая соединяет исходную точку с центром окружности. Такие две точки будут взаимно инверсными. В самом деле: прямоугольные

треугольники  $BOA$  и  $A_1OB$  подобны по общему острому углу при вершине  $O$ , следовательно,  $R/OA = OA_1/R$ , откуда  $OA \cdot OA_1 = R^2$ , или  $OA_1 = R^2/OA$ .

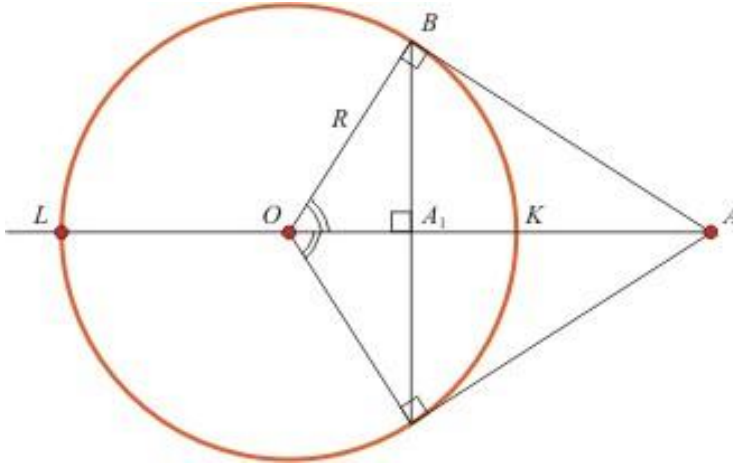


Рис. 1.4. При инверсии точка  $A$  является образом точки  $A_1$  и наоборот

Наиболее важные применения конформных отображений относятся к вопросам физики и механики. Например, при расчете элементов конструкции самолета нужно уметь подсчитывать скорости частиц воздуха в потоке, обтекающем крыло самолета. Крыло самолета в поперечном разрезе (профиль крыла) имеет вид, представленный на рис.1.5А. Между тем расчет скоростей производится особенно просто, когда поперечный разрез обтекаемого тела есть круг (т. е. само тело есть круглый цилиндр) (рис. 1.5Б). Оказывается, что для того чтобы свести задачу о скоростях частиц потока воздуха, обтекающего крыло самолета, к более простой задаче обтекания круглого цилиндра, достаточно конформно отобразить фигуру, заштрихованную на рис. 1.5А (внешность профиля крыла), на заштрихованную фигуру на рис. 1.5Б (внешность окружности). Такое отображение осуществляется посредством некоторой функции комплексного переменного. Знание этой функции позволяет перейти от скоростей в потоке, обтекающем круглый цилиндр, к скоростям в потоке, обтекающем крыло самолета, и, следовательно, полностью решить поставленную задачу.

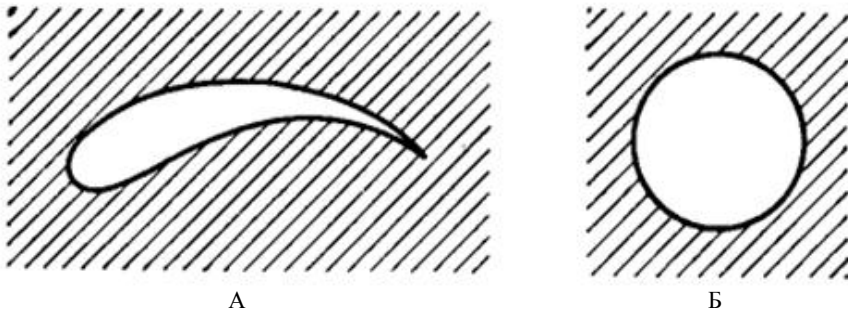


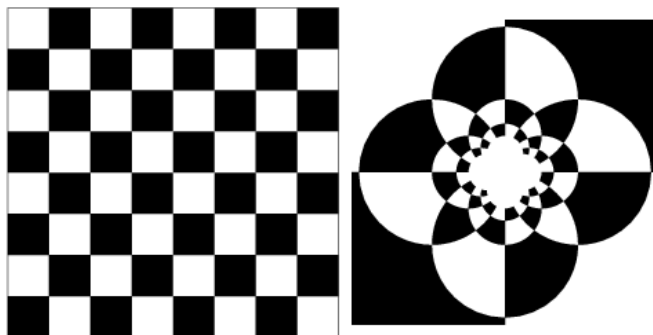
Рис. 1.5. Профиль крыла (А) и модельная окружность (Б) (Маркушевич, 1954)

В терминах комплексных чисел преобразования инверсии выражаются достаточно просто, если считать, что центр  $O$  окружности совпадает с началом координат

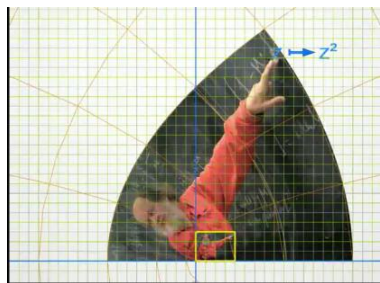
$$z = r^2/z^*,$$

здесь  $z^*$  – сопряженное комплексное число<sup>7</sup>.

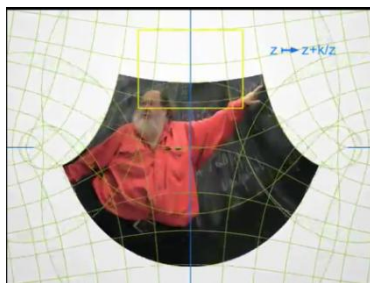
Надо заметить, что сохранение углов между гладкими кривыми свойственно и некоторым другим преобразованиям (параллельный перенос, поворот, инверсия, преобразования подобия), но конформное преобразование отличается тем, что свойство сохранения формы выполняется применительно не ко всему телу или фигуре, а лишь их достаточно малым частям. Об этом можно судить по иллюстрациям, приведенным на рис.1.6 (например, пуговицам на рубашке или кисти руки).



А



Б



В

Рис. 1.6. Примеры конформных отображений:

А – применение инверсии относительно окружности к точке, расположенной в середине шахматной доски, приводит к интересному отображению ([http://e-maxx.ru/algorithmic/geometric\\_inversion](http://e-maxx.ru/algorithmic/geometric_inversion)); Б и В – каждая точка на фотографии отвечает комплексному числу  $z$ . Б – аргумент  $z^2$ -преобразование удваивает прямой угол и угол становится развернутым. В – при увеличении размеров фигуры форма маленьких частей (например, пуговиц) не изменилась ([https://new.vk.com/video62305060\\_166264103](https://new.vk.com/video62305060_166264103))

<sup>7</sup> Если комплексное число  $z = x + iy$ , то число  $z^* = x - iy$  называется сопряженным (или комплексно-сопряженным) к  $z$ . На комплексной плоскости сопряженные числа получают зеркальным отражением друг друга относительно вещественной оси. Модуль сопряженного числа такой же, как у исходного, а их аргументы отличаются знаком.

Таким образом, конформное отображение сохраняет форму бесконечно малых фигур и сохраняет углы между кривыми в точке их пересечения. Последнее свойство можно принять в качестве определения конформного отображения.

Из курса кристаллографии известно, что кристаллическая решетка накладывает сильные ограничения на вид изометрических операций симметрии кристаллического пространства. Изометрические операции, относительно которых может быть инвариантно кристаллическое пространство, называются кристаллографическими. Исходя из этого симметрию (классическую и обобщенную) можно разделить на две большие части. Если среди операций симметрии не содержатся операции, несовместимые с кристаллической решеткой, то такую симметрию называют *кристаллографической*. В противном случае говорят о *некристаллографической* симметрии. В качестве примеров систем с некристаллографической симметрией можно привести два платоновых тела (правильный додекаэдр и икосаэдр), которые инвариантны относительно осей симметрии пятого порядка. При этом говорят о классической кристаллографической и классической некристаллографической симметрии, а также об обобщенной кристаллографической и обобщенной некристаллографической симметрии. Заметим, что для  $n$ -мерных евклидовых пространств с  $n > 3$  данная классификация симметрий остается в силе с учетом кристаллографических операций симметрии, характерных для пространства данной размерности.

Как уже говорилось выше, конкретное преобразование, относительно которого инвариантна данная система, называется *операцией симметрии*. С операцией симметрии (или множеством операций симметрии) связан некоторый геометрический образ, которым она обозначается. Такой геометрический образ называется *элементом симметрии*. Для операций поворотов элементом симметрии является прямая, вокруг которой производится поворот и которая называется *поворотной осью симметрии*. Для операции отражения – плоскость, в которой производится отражение, называется *зеркальной плоскостью симметрии*. Для операции инверсии элементом симметрии является точка, относительно которой происходит отражение. Такая точка называется *центром инверсии*. Для трансляций элемент симметрии отсутствует. Элемент симметрии представляет собой некоторое множество точек пространства. Для плоскостей симметрии, поворотных осей и центра инверсии эти точки обладают тем свойством, что они являются неподвижными при соответствующих операциях симметрии.

Один и тот же элемент симметрии может отвечать некоторому множеству операций симметрии. Так, если система инвариантна относительно поворотов 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. Цветной шестиугольник, изображенный на рис. 1.2В, инвариантен относительно оси симметрии 6-го порядка с элементарным углом поворота  $60^\circ$ , каждый поворот вокруг которой сопровождается изменением цветной оси симметрии 6-го порядка.

Симметрия является одной из наиболее фундаментальных закономерностей мироздания: неживой, живой природы и общества. Ее математическое выражение – теория групп – была признана одним из самых сильных средств познания первоначально в математике, а позднее – в науке и искусстве (Шубников, Копчик, 1972; Урманцев, 1974). У теории групп три исторических корня: теория алгебраических уравнений, теория чисел и геометрия. Математики, стоящие у истоков теории групп, – Леонард Эйлер\*, Карл Фридрих Гаусс\*, Жозеф Луи Ла-

гранж<sup>\*</sup>, Нильс Хенрик Абель<sup>\*</sup> и Эварист Галуа<sup>\*</sup>. Галуа был первым математиком, связавшим теорию групп с другой ветвью абстрактной алгебры – теорией полей, разработав теорию, ныне носящую его имя.

Теория симметрии в настоящее время широко используется в физике и химии. Так, в кристаллографии она является методологической основой описания и исследования как внешней огранки, так и атомного строения кристаллов. Следует подчеркнуть, что современная кристаллография превратилась из описательной науки, какой она была на протяжении длительного времени, в строгую науку со своим математическим аппаратом лишь в XIX в., когда русский кристаллограф Е.С. Федоров<sup>\*</sup> и немецкий математик А. Шёнфлис<sup>\*</sup> вывели 230 групп симметрии, которыми описываются атомные структуры кристаллов. 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.

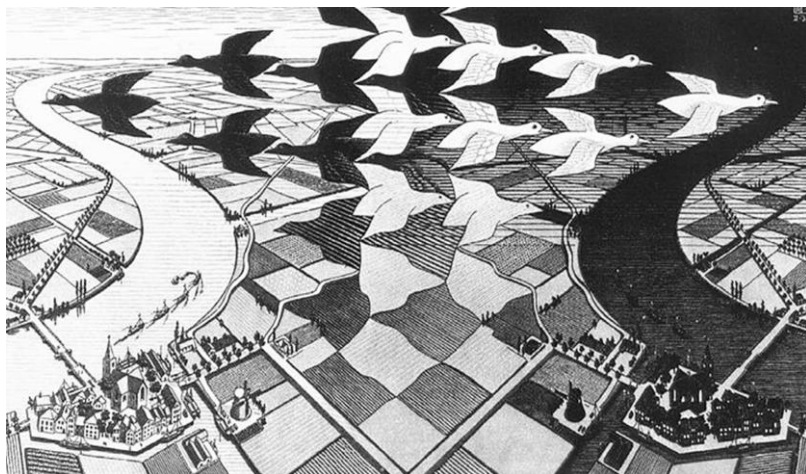
Понятие симметрии широко применяется во многих областях жизнедеятельности человека. Без симметрии сложно представить себе архитектуру, живопись, музыку и другие виды искусства. Добавляя, убирая или изменяя симметрию архитектурного строения, картины, музыкального или стихотворного произведения, автор меняет эстетическое восприятие человеком данного объекта искусства. В этой связи, например, следует указать работы нидерландского художника-графика Маурица Корнелиса Эшера<sup>\*</sup> (1898–1972), в которых особым образом переплетены симметрия и пространство. Работы М. Эшера популярны среди кристаллографов и математиков, и практически любой учебник по кристаллографии содержит репродукции его работ<sup>8</sup>.

В.И. Вернадский в своих работах обращал внимание на всеобщность симметрии для окружающего нас мира: «Принцип симметрии в XX веке охватил и охватывает все новые области. Из области материи он проник в область энергии, из области кристаллографии, физики твердого вещества, он вошел в область химии, в область молекулярных процессов и в физику атома. Нет сомнения, что его проявления мы найдем в еще более далеком от окружающих нас комплексов мире электрона и ему подчинены будут явления квантов». Итак, речь идет о *принципе симметрии*, об учении о симметрии, в которое как частности включаются случаи нарушения симметрии (диссимметрии) или ее отсутствия (асимметрии). Вернадский в свой перечень объектов, охваченных симметрией, включает фактически всю реальность, все реальное пространство мира.

Согласно последним достижениям в физике (Kibble, 2007; Monaco et al., 2009; Kirtley et al., 2009; и др.) в первые моменты своей жизни Вселенная была настолько горячей, что все известные сейчас четыре вида фундаментальных взаимодействий (слабое, сильное, электромагнитное и гравитационное) были объединены в некое единое. Считается, что эти виды взаимодействий были равноправными, а Вселенная была симметричной (Monaco et al., 2009). В процессе ее образования быстрое расширение, а следовательно, и ее охлаждение привели к исчезновению прежней симметрии. Впоследствии увеличение объема Вселенной усугубляло

---

<sup>8</sup> В этой книге также использованы в качестве заставок работы М. Эшера.



М. К. Эшер. День и ночь, 1938  
Фотография: [www.mcescher.com](http://www.mcescher.com)

различие между ее частями. Примером такого нарушения симметрии во Вселенной может послужить тот факт, что переносчики электромагнитного взаимодействия – фотоны – безмассовы, в то время как распространители слабого взаимодействия –  $W^\pm$ - и  $Z^0$ -бозоны – имеют значительную массу (Monaco et al., 2009). В физике подобное отсутствие равновесия между слабым и электромагнитным взаимодействием называется спонтанным нарушением симметрии.

Известные советские кристаллографы А.В. Шубников и В.А. Копчик указывали, что «симметрия никогда не осуществляется в изделиях человека и природных объектах – кристаллах, растениях, животных – с математической точностью». При тщательном анализе естественных (природных) и искусственных объектов выясняется, что абсолютная симметрия невозможна. А.В. Шубников также писал: «Симметрия состоит из асимметрий и диссимметрий и определяется через них». Если *асимметрия* обычно определяется на интуитивном уровне как полное отсутствие симметрии, то *диссимметрия*, введенная в научный обиход П. Кюри\* и Л. Пастером\*, описывает «не совсем симметричные» объекты, сложные системы, в которых происходит понижение симметрии вследствие внешних воздействий или иных причин. Очевидно, что научное применение этих дефиниций требует строгого определения, относительно каких преобразований рассматривается инвариантность (неинвариантность) системы. Для этого необходимо ввести количественные характеристики, которые показывали бы величину отклонения симметрии системы от идеальной (т.е. величину диссимметрии). При этом такие характеристики должны быть достаточно универсальными по отношению к различного рода объектам и нормированными, т.е. принимать значения, например, в интервале от 0 до 1. В этом случае абсолютной симметрии соответствовало бы значение 1, асимметрии – 0, а все остальные промежуточные значения описывали бы уровень диссимметрии данной системы.

Другими словами, любой реальный физический или биологический объект чаще всего может быть только «почти симметричным». Например, при проведении рентгеноструктурного анализа кристалл считается симметричным, если среднестатистические координаты атомов, определяемые в эксперименте, совпадают с симметричными кристаллографическими позициями в пределах погрешности

эксперимента. Иногда значимое отклонение от идеализированной симметрии испытывает не вся атомная структура кристалла, а лишь ее небольшая часть. Возникает диссимметрия атомной структуры. Среди кристаллографов, однако, чаще используется другой термин – *псевдосимметрия*. В контексте нашей книги остановимся подробнее на термине «псевдосимметрия», являющемся, как можно видеть, в определенной степени «занятым», поскольку применяется в кристаллографии, но в то же время вынесенном в заголовок этой книги, посвященной живой природе.

В кристаллографии под атомной структурой кристалла обычно понимают геометрическое расположение атомов в кристаллическом пространстве, т.е. геометрический аспект микростроения кристалла, а также параметры тепловых колебаний атомов. Важнейшей геометрической особенностью кристаллов является симметрия, и поэтому при поиске геометрических факторов, влияющих на физические свойства, наиболее естественно проанализировать более тонкие симметрические особенности кристаллических структур. Одной из таких структурных особенностей, характерной для достаточно большого числа кристаллов, и является псевдосимметрия. Атомные структуры многих кристаллов можно представить как усложнение более простых кристаллических структур. Такие структуры называют производными структурами по отношению к более простым базисным. Усложнение в основном происходит или за счет смещения атомов из частных позиций, или за счет замены части атомов одной правильной системы на атомы с другим атомным номером. Последнее характерно, например, для упорядоченных твердых растворов. Во всех этих случаях происходит *понижение симметрии производной структуры* до некоторой подгруппы пространственной структуры симметрии базисной структуры. Искажение базисной структуры до производной обычно происходит за счет небольших изменений ее параметров, и вследствие этого производную структуру можно считать *«почти симметричной»* по отношению к пространственной группе симметрии базисной структуры. Такие «почти симметричные» структуры обычно называют *псевдосимметричными*<sup>9</sup>. Псевдосимметричность можно оценивать как степень инвариантности некоторой функции, например электронной плотности кристалла, относительно тех операций симметрии, относительно которых симметрия является лишь приближенной. Величина, дающая количественное выражение для степени инвариантности, должна быть функционалом, поскольку зависит от вида функции электронной плотности, и изменяться от 0 до 1. Итак, термины «псевдосимметрия» и «псевдосимметричность» будем применять к реальным физическим или биологическим объектам, поскольку строгая симметрия присуща только их идеализированным моделям.

---

<sup>9</sup> Знатки русской словесности могут возразить, ссылаясь, например, на «Толковый словарь русского языка» Д.Н. Ушакова, согласно которому *псевдо* (греч. *pseudo*) – первая часть составных слов в значении «мнимый, ложный», например псевдоискусство, псевдонародный, псевдонаучный, псевдоклассический и т. п. Однако в современной научной лексике приставка *псевдо* используется, чтобы подчеркнуть некоторое отличие объекта от оригинала. Например, в химии *псевдо* – приставка, обозначающая изомерную форму (бутилен и псевдобутилен). Заметим, что магистерская диссертация известного отечественного кристаллографа Г.В. Вульфа, защищенная в 1892 г., называлась «Свойства некоторых псевдосимметрических кристаллов в связи с теорией кристаллического строения вещества».



Но как могло случиться, что природа почти симметрична, а не абсолютно симметрична?

Р. Фейнман

## 1.2. ПСЕВДОСИММЕТРИЯ И БИОСИММЕТРИКА

**П**роблема симметрии (или асимметрии) биологических объектов является одной из фундаментальных в современной биологии (Беклемишев\*, 1964; Вейль, 1968; Урманцев, 1974; Захаров\*, 1987; Заренков, 2005; Заренков, 2009; Гелашвили и др., 2004; Van Valen, 1962 и др.). Во второй половине XX века идеи симметрии стали применяться в биологии как методологический инструмент (Астауров\*, 1927; Гиляров\*, 1944; Беклемишев, 1964; Урманцев, 1974; Захаров, 1987, 2001; Заренков, 2009; Waddington, 1957; Van Valen, 1962; Palmer, 1986, 2003 и др.). Благодаря работам Ю.А. Урманцева, Н.А. Заренкова получило право гражданства новое научное направление – биосимметрия (Урманцев, 1974; Заренков, 2009). В последнее время появились работы, проливающие свет на молекулярно-генетические механизмы дифференцировки основных частей тела у многоклеточных билатерально-симметричных организмов (билатерий) с участием регуляторных *Нох*-генов (Lemons, McGinnis, 2006). Наконец, экологи обнаружили асимметричность в устройстве трофических цепей в экосистеме (Rooney et al., 2006). Если методологическое значение теории симметрии в биологии и экологии не вызывает сомнений, то методы количественных оценок степени симметричности биообъектов остаются полем для дискуссий.

Как уже говорилось, пионером математического анализа формы биообъектов является Д'Арси Томпсон. Он показал (рис. 1.7), что во многих случаях (возможно даже во всех, изученных им) внешние формы двух несхожих, но родственных животных можно объединить следующей процедурой: если одну из форм изобразить в сечении в простых прямоугольных декартовых координатах (например, на бумаге в клетку), то при соответствующем изгибании или деформации сетки опорных линий это изображение можно подогнать под другую форму. Все точки сечения второй формы придутся на одноименные точки на изогнутых координатах. В данных Д'Арси Томпсона важно, что в каждом данном случае деформация оказывается неожиданно простой и самосогласованной вдоль всего контура животного. Преобразование координат таково, что может быть описано некоторым простым математическим преобразованием. Эта простота и самосогласованность означают, что различия между фенотипами, визуализируемые методом Д'Арси Томпсона, представлены довольно небольшими различиями генотипа (т. е. довольно небольшим числом генов).

Более того, из самосогласованности деформации на всем протяжении тела животного создается впечатление, что обсуждаемые гены являются плейотропными (т. е. оказывают влияние на многие или даже, возможно, на все части фенотипа), причем их влияние каким-то образом гармонизируется на всем протяжении тела. И хотя результаты Д'Арси Томпсона неоднократно воспроизводились в различных руководствах по биометрии, широкого распространения его метод не получил, поскольку допускал только визуальные (качественные) сравнения. В настоящее время активно развивается подход сравнения форм, соединяющий метод трансформационных решеток со специфическими количественными методами, – «геометрическая морфометрия», представляющий совокупность алгебраических методов многомерного айген-анализа координат меток, в совокупности описывающих конфигурацию морфологических объектов.

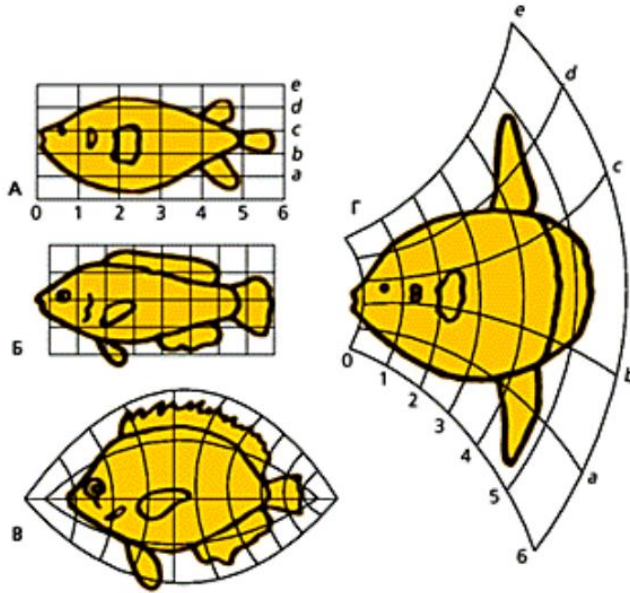


Рис. 1.7. Трансформации Д'Арси Томпсона. Изменения в направлении роста и клеточной пролиферации (линии координатной сетки) во время развития могут вызвать существенные сдвиги в фенотипе животных (в данном случае рыб). Макромутации, вызывающие такого рода изменения, способны продуцировать вариации как видоспецифических, так и родоспецифических признаков, посредством, например, сдвига в скорости митотического цикла. А – *Diodon*, Б – *Scaurus*, В – *Pomacanthus*, Г – *Orthogoriscus*. Заменяя координаты рисунка, изображающего морскую рыбу *Scaurus*, на изогнутую ортогональную систему, можно получить изображение не очень отдаленного рода *Pomacanthus*

Книга «Рост и форма» (1917), в которой Д'Арси Томпсон изложил основные положения своей теории и впервые в обширной и подробной манере суммировал результаты применения математических и физических методов к исследованию объектов живой природы, стала научным бестселлером, настольной книгой многих поколений читателей. Г. Вейль считал, что Д'Арси Томпсон сочетает в себе глубокое знание геометрии, физики и биологии с гуманитарной культурой и необычайно оригинальным даром проникновения в существо научных проблем. Изданная в 1917 году издательством Кембриджского университета (Cambridge University Press), эта книга была пять раз переиздана только этим издательством: в 1942, 1952, 1959, 1963 и 1992 годах. Последние четыре издания осуществлены уже после смерти автора. В своей книге Д'Арси Томпсон, анализируя строение радиолярий, превосходно описанных и зарисованных основоположником современной экологии Э. Геккелем\* (рис. 1.8), подчеркивает, что радиолярии, по существу, представляют собой выпуклые многогранники. Строгое математическое объяснение этому факту дал наш соотечественник математик и механик Д.Д. Мордухай-Болтовской\*, который начинает свой замечательный и незаслуженно забытый труд «Геометрия радиолярий» (1936)<sup>10</sup> словами: «Правильные формы в организмах объясняются экономией материала. Когда площадь в каком-либо организме делится на многоугольники с помощью перегородок, то эти

<sup>10</sup> См. также статью Ю.Л. Войтеховского в приложении 3.

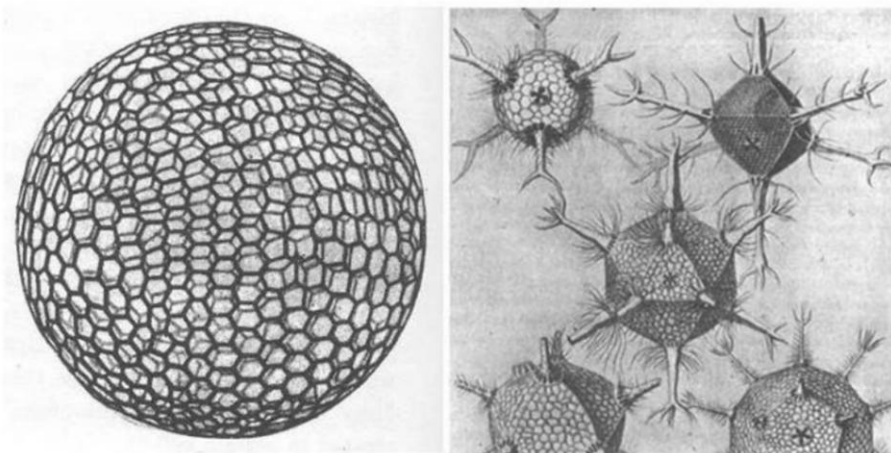


Рис. 1.8. Рисунки радиолярий из книги Э. Геккеля «Челленджерский отчет» (по Кац, 2012)

перегородки обычно принимают форму шестиугольников. Почему? В силу простого расчета». Ответ заинтересованный читатель найдет в репринтном издании «Геометрии радиолярий»<sup>11</sup>.

Математическим базисом анализа формы радиолярий, проведенного Д.Д. Мордухай-Болтовским, является теорема о соотношении между числом вершин (В), ребер (Р) и граней (Г) выпуклого многогранника:  $V-P+G=2$ , сформулированная и доказанная великим математиком Л. Эйлером. Из этой теоремы вытекают важные следствия, в частности тот факт, что не существует выпуклого многогранника, у которого все грани были бы шестиугольниками. Это, в свою очередь, означает, что в молекуле со структурой многогранника кроме шестиугольных граней должны иметься и пятиугольные грани, которые необходимы для искривления плоской (шестиугольной), например графитовой, структуры и превращения ее в замкнутую оболочку. Более того, соотношение Эйлера накладывает ограничения: в любой таким образом «сконструированной» молекуле должно быть 12 пятиугольных граней, тогда как число шестиугольных может варьировать, однако число вершин многогранника (например, атомов углерода) всегда остается четным. Тогда наименьшая подобная молекула  $C_{20}$  будет состоять из 12 пятиугольников, следующая молекула –  $C_{24}$ , затем  $C_{26} \dots C_{60} \dots$  и т.д. Во времена Л. Эйлера о таких молекулах не говорили, но в наше время особенности строения радиолярий приобрели революционное значение. Первым обратил внимание на возможности использования таких многогранников архитектор Р.Б. Фуллер, автор концепции геодезических куполов – зданий-многогранников, которого в 60–70-е годы прошлого века осенила идея строить полусферические купола с минимумом балок. Дальнейшее изучение показало, что наиболее перспективными являются многогранники (полиэдры)  $C_{60}$  и  $C_{70}$ , которые выглядят как футбольные мячи. Такие полиэдры в честь Фуллера были названы *фуллеренами*<sup>12</sup> (рис. 1.9).

<sup>11</sup> Мордухай-Болтовской Д.Д. Геометрия радиолярий / Вступ. ст. Е.А. Каца. Изд. 2-е, доп. – Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2012. 104 с.

<sup>12</sup> Подробнее о фуллеренах см. статью Ю.Л. Войтеховского в приложении 3.

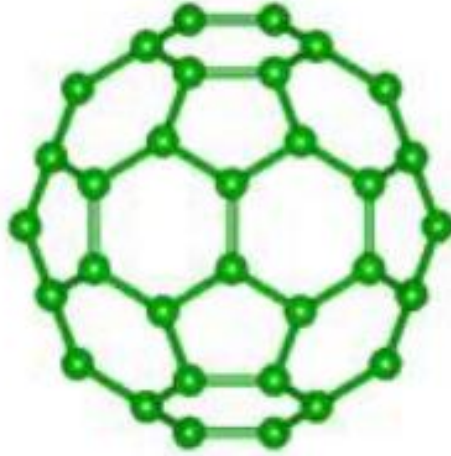


Рис. 1.9. Молекула фуллерена  $C_{60}$

Жизнь радиолярий протекает в состоянии парения в морской воде, поэтому в строении их скелета должны сочетаться легкость и прочность, что и обеспечивается фуллереноподобной структурой. Аналогичное строение можно найти у вольвоксовых. Подчеркнем, что конфигурация  $C_{60}$  обладает физической стабильностью, чему способствует высокая симметрия и как можно меньшее число контактов 5-членных колец.

Заманчиво было распространить этот вывод и на другие организмы, которым необходимо прочное внешнее покрытие (черепах, броненосцев, морских ежей, варанов и др.). Геолог и кристаллограф Ю.Л. Войтеховский обратил внимание на полигональные костные пластины, покрывающие тело рыб, относящихся к семействам кузовковых (*Ostraciidae*), и двузубых, или рыб-ежей (*Diadontidae*), – оба из отряда иглобрюхообразных (*Tetraodontiformes*), и предположил, что эти пластины могли бы быть фуллеренами. Методы морфологического анализа, предложенного Ю.Л. Войтеховским, основаны на комбинаторно-геометрическом разбиении поверхности тела с помощью триангуляции Делоне<sup>13</sup>, которая однозначно соответствует диаграмме Г.Ф. Вороного<sup>14</sup>. Однако расчеты, выполненные для нескольких экземпляров *Diodon holocanthus*, представителей этого же отряда, не подтвердили выдвинутую гипотезу. У всех изученных рыб преобладали пяти- и шестиугольные полигоны и значительно реже встречались четырех- и семиугольные полигоны. Таким образом, большое количество пятиугольных пластин (десятки, вместо лимитированных 12), а также наличие четырех- и семиугольников не позволяют отнести эти структуры к фуллеренам. Тем не менее автор подчеркивает, что предложенный подход может оказаться перспективным в качестве дополнительного способа оценки таксономической близости (эволюционного родства) организмов.

---

<sup>13</sup> Триангуляция Делоне (метод, предложенный российским математиком Б.Н. Делоне) – это разбиение плоскости на треугольники с помощью предварительного покрытия ее окружностями, каждая из которых включает все три вершины своего треугольника (в трехмерном случае триангуляция Делоне определяется аналогично, только строятся тетраэдры и сферы, описанные вокруг каждого тетраэдра). Применяется в кристаллографии, картографии, астрономии, маркетинге.

<sup>14</sup> О диаграмме Вороного см. раздел 3.6.

Между тем очевидно, что категория «симметрия» естественным образом дополнена ее противоположностью – категорией «асимметрия», с необходимостью, дополняющей ее до гармоничной пары симметрия–асимметрия. Как уже говорилось, идеальная симметрия является математической абстракцией, тогда как в природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные (псевдосимметричные) системы, об инвариантности которых относительно операций симметрии также можно говорить лишь приблизительно. Поэтому асимметрию<sup>15</sup>, наряду с симметрией, следует рассматривать как имманентную дуалистическую характеристику биообъекта, неизбежно проявляющуюся в онтогенезе. В частности, этим объясняется тот факт, что внимание биологов и экологов привлекает проблема флуктуирующей асимметрии (ФА), под которой понимают незначительные случайные отклонения системы от строго симметричного состояния. Первые видели в этом феномене возможность вскрыть некоторые механизмы онтогенеза (Астауров, 1927; Kellner, 2003; Гилева, 2007; Васильев и др. 2007), вторые – перспективу использования ФА как меры стабильности развития для оценки качества среды обитания в процедуре биомониторинга (Захаров, 1987; Гелашвили и др., 2004; Вершинин, 2007; Трубянов, Глотов, 2010; Зорина, 2013; Palmer, 2003). Оба направления дали интересные и впечатляющие результаты, но ограничение их широкого применения обусловлено тем, что ФА является частным случаем в широком спектре приложений теории симметрии. Метрики, предложенные для количественной оценки ФА, применимы только для билатерально-симметричных объектов. С канонических позиций математической статистики, ФА – это форма изменчивости различий между правой и левой сторонами, когда их значения (L-R) нормально распределены вокруг нуля. Направленная асимметрия отличается от флуктуирующей тем, что значение признака на одной из сторон в среднем больше, чем на другой. Статистически это выражается в отличии от нуля среднего различия между сторонами (L-R). Антисимметрия имеет место, когда асимметрия проявления признака является нормой, при этом совершенно не важно, в какую сторону направлено различие между сторонами. Статистически это выражается в том, что различия (L-R) распределены вокруг нуля, но частоты распределения отклоняются от нормальности в сторону отрицательного эксцесса или бимодальности (Захаров, 1987; Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, Strobeck, 2003).

Несомненно, что симметрия (псевдосимметрия) является важнейшим свойством подавляющего числа организмов (Гиляров, 1944). В процессе онтогенетического развития организмы из состояния глобальной симметрии (преобразования симметрии с постоянными параметрами), которой соответствует, например, постоянство среды во всем ее объеме, переходят к локализации симметрии, что означает нарушение симметрии и делает ее наблюдаемой (Гродницкий, 1998; Марченко, 1999). К преобразованиям симметрии в онтогенезе мы вернемся в главе 3<sup>16</sup>. Здесь же отметим, что возникновение многоклеточности также неизбежно сопровождается преобразованиями симметрии. Превращение эукариотической клетки в многоклеточный организм предполагает прекращение расхождения дочерних клеток после деления. Только при выполнении этого условия возможна последующая дифференциация функций и структуры. На культуре одноклеточных дрожжей удалось экспериментально воспроизвести «эволюционный отбор»

---

<sup>15</sup> Некоторые авторы применяют термин «диссимметрия».

<sup>16</sup> См. также статью В.В. Исаевой в приложении 3.

многоклеточных агрегатов дрожжей (Ratkliff et al., 2012). Хотя исследователи назвали полученные агрегаты «снежинками», они существенно отличались по своей геометрии от настоящих симметричных снежинок, но имели разветвленные выросты и обладали центральной псевдосимметрией. Очевидно, что «снежинки» сформировались в результате того, что клетки перестали расходиться после деления. Более того, после достижения определенного размера многоклеточный кластер отделял также многоклеточного потомка, причем дочерний кластер был в несколько раз меньше родительского.

В живой природе существуют все основные виды симметрии (Заренков, 2009), при этом типы симметрии, наблюдающиеся у живых организмов, существовали в мире молекул и минералов еще до появления генов (Лима-де-Фариа, 1991). У минералов встречаются оси поворотной симметрии включительно 1–4-го и 6-го порядка, однако отсутствует симметрия 5-го порядка. Симметрия 5-го порядка часто встречается у некоторых семейств растений, таких, например, как *Rosaceae*, а также и у иглокожих (морских ежей и морских звезд). Симметрия 3-го порядка присутствует у однодольных (*Iridaceae*, *Amarillidaceae*). У цветков растений и беспозвоночных симметрии обычно кратны таковым у минералов (2, 4, 6, 8 и 12). У растений и животных появляются симметрии 3-го и 6-го порядков, 5-го и 10-го, а также симметрии с простыми и нечетными порядковыми числами: 7, 9, 11 и 13. То есть типы симметрии, встречающиеся у живых организмов, изначально сформировались у минералов и квазикристаллов. По этой причине анализ симметрии в биологии ведется в разных аспектах: например, от оценки философского значения биологической симметрии и рассмотрения ее как общебиологического явления, имеющего место на разных уровнях организации, до изучения конкретных проявлений симметрии и асимметрии у различных организмов.

Классическим примером является также применяемая в ботанике для описания видов винтового расположения листьев на побеге (филлотаксис) последовательность дробей<sup>17</sup>

$$1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, 13/34, 21/55, 34/89, \dots,$$

являющихся числами Фибоначчи.

Напомним, что числа (последовательности) Фибоначчи и золотое сечение – разделы знаний о сложных пропорциях фигур, изучаемых высшей геометрией и излагаемых на языке математики. Как известно, последовательность Фибоначчи (описанная в 1202 г.) – это числовой ряд, в котором каждый последующий член представляет собой сумму двух предыдущих:

$$0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144 \text{ и т.д.}$$

При этом каждое последующее число в числовом ряду приблизительно в 1,618 раза больше предыдущего.

Однако задолго до Фибоначчи Пифагор (VI в. до н.э.) показал, что отрезок единичной длины  $AB$  можно разделить на две части так, что отношение большей части ( $AC = x$ ) к меньшей ( $CB = 1-x$ ) будет равняться отношению всего отрезка

---

<sup>17</sup> В ботанике принято характеризовать винтовое листорасположение с помощью дроби, числителем которой является число оборотов в листовом цикле, а знаменателем – число листьев в этом цикле. Для различных растений характерны свои дроби филлотаксиса из последовательности. Например, дробь  $1/2$  свойственна злакам, березе, винограду;  $1/3$  – осоке, тюльпану, ольхе;  $2/5$  – груше, смородине, сливе;  $3/8$  – капусте, редьке, льну;  $5/13$  – ели, жасмину и т.д.

( $AB = 1$ ) к большей части ( $AC$ ):  $\frac{AC}{CB} = \frac{AC + CB}{AC}$ , т. е.  $\frac{x}{1-x} = \frac{1}{x}$ . Отсюда  $x^2 = 1-x$ .

Положительным корнем этого уравнения является  $\frac{-1 + \sqrt{5}}{2}$ , так что отношения в

приведенной пропорции равны:  $\frac{1}{x} = \frac{2}{-1 + \sqrt{5}} = \frac{2(1 + \sqrt{5})}{(1 + \sqrt{5})(-1 + \sqrt{5})} = \frac{-1 + \sqrt{5}}{2} =$

$= 1,618033989\dots$  Это число 1,618 в честь древнегреческого скульптора Фидия\* обозначается буквой  $\Phi$ . Каждое такое деление Пифагор называл золотым делением, или золотой пропорцией, а Леонардо да Винчи\* – общепринятым сейчас термином «золотое сечение». Евклид\* в III в. до н. э. использовал вслед за пифагорейцами золотую пропорцию в своих «Началах» для построения правильных (золотых) пятиугольников, диагонали которых образуют пентаграмму.

Но вернемся к филлотаксису. Во-первых, легко убедиться, что приведенная выше последовательность дробей действительно составлена из чисел ряда Фибоначчи, поскольку числитель и знаменатель любой дроби ряда, начиная с третьей, равны сумме числителей и знаменателей двух предыдущих дробей; во-вторых,

стремится к пределу  $0,38197\dots = \frac{1}{\Phi^2} = \Phi^{-2}$ ; в-третьих, фактически обозначает

последовательность видов винтовых осей симметрии, применяемых в теории структурной симметрии для описания симметрии бесконечных фигур.

Кроме того, выявилось, что применяемая в ботанике для описания уже спирального расположения семян в головках подсолнечника или чешуй в шишках сосновых последовательность дробей

$$1/1, 1/2, 2/3, 3/5, 5/8, 8/13, 13/21, 21/34, 34/55, 55/89, 89/144,$$

во-первых, также составлена из чисел ряда Фибоначчи; во-вторых, построена так же, как и предыдущий ряд, только здесь знаменатель одной дроби равен числителю другой дроби, следующей за нею непосредственно; в-третьих, стремится к пределу  $0,61803\dots = f_j/f_{j+1} = 1/\Phi = \Phi^{-1}$ , причем  $0,61803 = 1 - 0,38197$  и

$\frac{0,6183}{0,38197} = \frac{1}{0,61803} = \Phi$ , т. е. золотому сечению единичного отрезка; в-четвертых,

фактически обозначает также последовательность видов винтовых осей симметрии (Урманцев, 1974).

Как уже говорилось, псевдосимметричность характерна для живой природы. Первые организмы на Земле, плавающие в толще воды одноклеточные, имели максимально возможную симметрию – шаровую (сферическую), они появились примерно 3,5 млрд лет назад. Следующим шагом стала радиально-лучевая симметрия<sup>18</sup>, примером которой могут послужить радиолярии, у которых сходственные части тела расположены вокруг центра симметрии в радиальном направлении. Радиально-лучевая симметрия также свойственна организмам, взвешенным в воде и имеющим со всех сторон одинаковую среду, в силу чего и реакция организма «одинакова во все стороны». Спустя 2,5 млрд лет возник половой процесс (оплодотворение). Это привело к вспышке разнообразия и почти одновременному появлению простейших многоклеточных и

<sup>18</sup> Мы будем следовать в этом разделе устоявшейся традиционной биологической терминологии.

малоподвижных или прикрепленных организмов с различными видами симметрии. Так, например, в самом простом случае губки имеет бокаловидную форму и обладают гетерополярной осевой симметрией. Стрекающие, или книдарии (Cnidaria), – тип настоящих многоклеточных животных (Eumetazoa), которых вместе с гребневиками (Ctenophora) объединяют в группу Кишечнополостные, или Радиальные животные (Coelenterata, Radiata). У немертин характерной особенностью типа является наличие хоботка. Это – длинное трубковидное выпячивание покровов переднего конца тела, способное вворачиваться в особую полость – ринхоцель. Хоботок снабжен собственной мускулатурой, кровеносными сосудами, нервными тяжами. У вооруженных немертин он заканчивается стилетом. У большинства немертин ринхоцель на поперечном сечении по форме приближается к кругу. У невооруженных немертин соотношение элементов билатеральной и радиальной симметрии разнообразно, хотя билатеральная обычно преобладает. У вооруженных немертин эволюционные преобразования переднего отдела хобота происходят на фоне радиальной многолучевой симметрии. Причины этого видятся, прежде всего, в формировании стилетного отдела хобота с вооружением. Для взрослых иглокожих характерна радиальная, обычно пятилучевая, симметрия тела, в то время как их личинки – билатерально-симметричны<sup>19</sup>. Таким образом, иглокожие обладают вторично-приобретенной радиальной симметрией тела. Все иглокожие проходят пятилучевую стадию развития, даже если в итоге вновь приобретают двустороннюю симметрию (голотурии, неправильные морские ежи). Многие морские лилии и некоторые морские звезды обладают большим количеством рук, обычно кратным пяти.

Различия, или асимметризация, животных по дорзовентральной оси (верх–низ) явилась следствием действия сил гравитации. Это привело к появлению брюшной (нижней) и спинной (верхней) стороны у большинства животных (как с билатеральной, так и с радиальной симметрией). У некоторых радиально-симметричных сидячих животных нет спинной и брюшной стороны, нижней стороне тела обычно соответствует аборальный полюс, верхней – оральный (ротовой).

Асимметрия по передне-задней оси формировалась вследствие взаимодействия с пространственным полем, когда понадобилось быстрое движение (спастись от хищника, догнать жертву). В результате в передней части тела оказались главные рецепторы и мозг.

Заметим, что эволюционную значимость этого процесса отмечали не только биологи, так, известный кристаллограф Г.В. Вульф писал, что «...есть только один случай симметрии, который не только не мешает поступательному движению, но, наоборот, в высшей степени ему способствует. Это та симметрия, при которой животное устроено одинаково с одной и другой стороны направления перемещения – симметрия с одной вертикальной плоскостью, т.е. та симметрия, которая у зоологов называется двусторонней (билатеральной)». Билатерально-симметричные многоклеточные животные преобладают на Земле последние 600–535 млн лет. Они стали окончательно преобладающими в фауне Земли после

---

<sup>19</sup> Термин Г. Вейля *bilateral symmetry*, буквально – «двусторонняя симметрия», является традиционным для русскоязычной биологической литературы, в то же время в русской математической литературе общепринятым переводом является «зеркальная симметрия».



«кембрийского взрыва»<sup>20</sup>; до этого же преобладали радиально-симметричные формы и своеобразные животные, обладавшие трансляционной симметрией, т.е. симметрией скользящего отражения.

В.Н. Беклемишев (1964) дал анализ элементов симметрии и классификацию типов симметрии протистов<sup>21</sup>. Среди форм тела, свойственных этим организмам, он различал следующие:

- анаксонная – например, у амёб (полная асимметрия);
- сферическая (шаровая симметрия; имеется центр симметрии, в котором пересекается бесконечное число осей симметрии бесконечно большого порядка) – например, у многих спор или цист;
- неопределенно полиаксонная (есть центр симметрии и конечное, но неопределенное число осей и плоскостей) – многие солнечники;
- правильная полиаксонная (строго определенное число осей симметрии определенного порядка) – многие радиолярии;
- ставраксонная (монаксонная) гомополярная (есть одна ось симметрии с равноценными полюсами, то есть пересекаемая в центре плоскостью симметрии, в которой лежат не менее двух дополнительных осей симметрии) – некоторые радиолярии;
- монаксонная гетерополярная (есть одна ось симметрии с двумя неравноценными полюсами, центр симметрии исчезает) – многие радиолярии и жгутиковые, раковинные корненожки, грегарины, примитивные инфузории;
- билатеральная – дипломонады, бодониды, фораминиферы.

Эти формы симметрии перечислены в том порядке, в котором Беклемишев выстроил их в морфологический ряд. Считая полностью асимметричную амебу более примитивным существом, чем одноклеточные организмы с шаровой симметрией (радиолярии и вольвоксовые), он поместил ее в начало ряда. Ра-

---

<sup>20</sup> Кембрийский взрыв (*Cambrian explosion*) – внезапное увеличение биоразнообразия (появление останков, в частности, хордовых, членистоногих, моллюсков и иглокожих) в начале кембрийского периода (около 540 млн лет назад). В отложениях предыдущих времен (докембрий) следы существования животных встречаются намного реже. Термин «взрыв» отчасти оправдан тем, что внезапно появившиеся в это время организмы не являлись потомками исчезнувших хайнаньской и вендской (эдиакарской) биот. Важным фактором кембрийского взрыва стала скелетная революция (появление экзоскелета), которая во многом была связана с фиксацией нового отношения в природе: «хищник – жертва». Существенно эволюционируют органы чувств, у животных появляются довольно совершенные глаза (например, у аномалокариса и опабини) и мозг.

<sup>21</sup> Протисты (др.-греч. πρῶτιστος – самый первый, первейший) – парафилетическая группа, к которой относят все эукариотические организмы, не входящие в состав животных, растений и грибов. Название введено Эрнстом Геккелем в 1866 году, однако в современном понимании его впервые использовал в 1969 году Роберт Уиттекер, автор «системы пяти царств». Традиционно протистов подразделяют на простейших (Protozoa), водорослей (Algae) и грибоподобных организмов; все эти группы имеют полифилетическую природу и не используются в качестве таксонов. Как и многие другие группы, выделенные по «остаточному принципу», протисты не обособляются по каким-либо положительным характеристикам. Как правило, протисты – одноклеточные организмы, хотя многие из них способны образовывать колонии; для ряда представителей характерно многоклеточное строение, иногда достигающее сложной организации (например, у некоторых бурых водорослей).

диально-лучевую симметрию также можно найти у колониальных фитомонадовых (эвдорина, пандорина и др.) и некоторых колоний многоклеточных, например у колониальной коловратки *Conochilus*. Билатерально-симметричные организмы являются конечным звеном этого морфологического ряда, который, конечно, не является эволюционным. В.Н. Беклемишев подчеркивает, что билатеральная симметрия может возникать независимо самыми разными путями.

Другой морфологический ряд – ряд форм с поворотной симметрией (это такой тип симметрии, при которой имеется только ось симметрии, но могут отсутствовать плоскости симметрии). Анализируя связь симметрии со средой обитания, Беклемишев связывает полиаксонную форму тела с однородностью среды, монаксонную гетерополярную – с прикреплением к субстрату, вращательную (винтовую) – со способом передвижения многих протистов («звинчивание» в воду). Билатеральная симметрия многоклеточных животных, по Беклемишеву, возникла в связи с ползанием по дну.

Симметрические свойства и характеристики живых организмов могут изменяться в процессе онтогенетического развития, что поддается экспериментальным методам исследования. При этом обычно говорят либо о наличии, либо отсутствии симметрии (асимметрии) по отношению к заданным преобразованиям. Отметим, что в природе встречаются довольно интересные проявления асимметрии. Так, например, все современные представители отряда камбалообразных (*Pleuronectiformes*) имеют асимметричный череп с глазами, расположенными на одной стороне. Правда, необходимо отметить, что их личинки гораздо больше похожи на обычных рыб, глаза у которых располагаются на разных сторонах головы. Одна из глазниц в ходе индивидуального развития постепенно смещается сначала на верхний край головы, а затем на противоположную сторону. Весьма многообразными и интересными представляются типы симметрии у цветковых растений (табл. 1.1).

Однако, как уже говорилось, именно в живой природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные системы. При этом такая «приблизительная симметрия» – псевдосимметрия – может трактоваться как отклонение от некоторой строгой симметрии, к которой рассматриваемая система наиболее склоняется. Уровень отклонения симметрии биообъектов от идеальной может служить важным дополнительным количественным параметром для описания видовых характеристик и их изменений для различных массивов таких объектов (в частности, для исследования влияния стрессовых воздействий или иных факторов окружающей среды на развитие биообъектов).

Возникает задача об определении и способах измерений количественных характеристик, которые оценивали бы степень симметричности конкретных систем относительно заданных преобразований. Для количественной оценки степени псевдосимметричности биообъектов было предложено и обосновано применение алгоритма, основанного на свертке функций (Гелашвили и др., 2004). Принципиальным отличием предложенного подхода от существующих является возможность оценивать степень псевдосимметричности биообъектов не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов преобразований (поворотов, инверсий, трансляций и др.). В свою очередь, это открыло перспективу

создания автоматизированной системы оценки псевдосимметрии, а также явилось предпосылкой для разработки приложений теории групп в биосимметрии и биоиндикации.

Таблица 1.1

Типы симметрии цветков растений (Neal et al., 1998)

Тип симметрии	Плоскости симметрии	Синонимы	Примеры
Древняя асимметрия или гапломорфия	Нет	Актиноморфия, радиальная, регулярная	Магнолия ( <i>Magnoliaceae</i> ), Нимфея ( <i>Nymphaeaceae</i> )
Актиноморфия или радиальная симметрия	Обычно больше двух (полисимметричные)	Регулярная, плеоморфия, стереоморфия, мультисимметрия	Примула ( <i>Primulaceae</i> ), Нарцисс ( <i>Amaryllidaceae</i> ), <i>Pyrola</i> ( <i>Ericaceae</i> )
Диссимметрия	Две (диссимметричные)	Билатеральная симметрия	<i>Dicentra</i> ( <i>Fumariaceae</i> )
Зигоморфия – медиальная зигоморфия или билатеральная симметрия – трансверс (верх-низ) зигоморфия	Одна (моносимметричные)	Билатеральная, нерегулярная, медиальная зигоморфия	<i>Salvia</i> ( <i>Lamiaceae</i> ), Орхидея ( <i>Orchidaceae</i> ), <i>Scrophularia</i> ( <i>Scrophulariaceae</i> ) <i>Fumaria</i> и <i>Corydalis</i> ( <i>Fumariaceae</i> )
– диагональная зигоморфия		Облигатная зигоморфия	<i>Aesculus</i> ( <i>Hippocastanaceae</i> ), находят у <i>Malpighiaceae</i> , <i>Sapindaceae</i>
Приобретенная асимметрия  – новая асимметрия	Нет	Нерегулярная асимметрия	<i>Centranthus</i> ( <i>Valerianaceae</i> ), находят у <i>Cannaceae</i> , <i>Fabaceae</i> , <i>Marantaceae</i> , <i>Zingiberaceae</i>
– энантиоморфия – моноэнантиоморфия – диэнантиоморфия		Энантиостилия, неравнолатеральная	<i>Cassia</i> ( <i>Caesalpiniaceae</i> ), <i>Cyanella</i> ( <i>Tecophilaeaceae</i> ), <i>Monochoria</i> ( <i>Pontederiaceae</i> ), <i>Solanum</i> ( <i>Solanaceae</i> ), <i>Barberetta</i> и <i>Wachendorffia</i> ( <i>Haemodoraceae</i> )

При этом методы теории групп, являющейся в настоящее время наиболее адекватным математическим аппаратом описания симметрии, а также методы многомерного статистического анализа могут быть использованы как для харак-

теристики псевдосимметрии отдельных биообъектов, так и для систематизации массивов данных. Применение подходов обобщенной симметрии для решения задач современной биологии, и в частности биосимметрии, имеет несомненную перспективу (Заренков, 2007). Однако применение понятия симметрии в биологии, например в ботанике, и в частности морфологии растений, основано на исторически сложившемся понятийном аппарате, терминология которого имеет некоторые расхождения с общепринятыми в современной физико-математической литературе, в том числе кристаллографии, терминами и определениями. Этому есть и объективные причины. Так, Корона и 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 Endress (1999), который приводит ретроспективный анализ терминов, используемых при описании симметрии цветка от Sprengel (1793) до наших дней и, в частности, указывает, что еще Frey-Wissling (1925) предлагал использовать в морфологии растений термины кристаллографии: трансляционная симметрия, поворотная симметрия, зеркальная симметрия, но не был поддержан. Терминологическое несоответствие наблюдается и в настоящее время. Например, Урманцев (1974) применяет термин «диссимметрический» к изомерам, меняющим свою конфигурацию при зеркальном отражении. В то же время в кристаллографии (Чупрунов и др., 2004) термином «диссимметризация» обозначается процесс понижения симметрии составной системы по отношению к симметрии составных частей, в частности, описываемый принципом Кюри. Определенный архаизм в рассматриваемой терминологии наблюдается в вузовской учебной литературе по морфологии растений (табл. 1.2).

Таблица 1.2

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

<b>Морфология растений (Васильев и др., 1988)</b>	<b>Кристаллография (Чупрунов и др., 2004)</b>
Симметрия – такое расположение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает предмет на две зеркально подобные половины	Симметрия есть инвариантность физической или геометрической системы по отношению к различным рода преобразованиям
В зависимости от того, сколько плоскостей симметрии можно провести через растение (систему etc. – <i>Авт.</i> ) или его часть, различают типы симметрии	Типы преобразований, относительно которых инвариантна данная система, определяют различные типы симметрии... В трехмерном пространстве существуют 4 типа изометрических преобразований: повороты вокруг прямой линии; отражения от плоскости (зеркальные отражения); отражения относительно точки (инверсии); параллельные переносы пространства как целого (трансляции), а также их комбинации

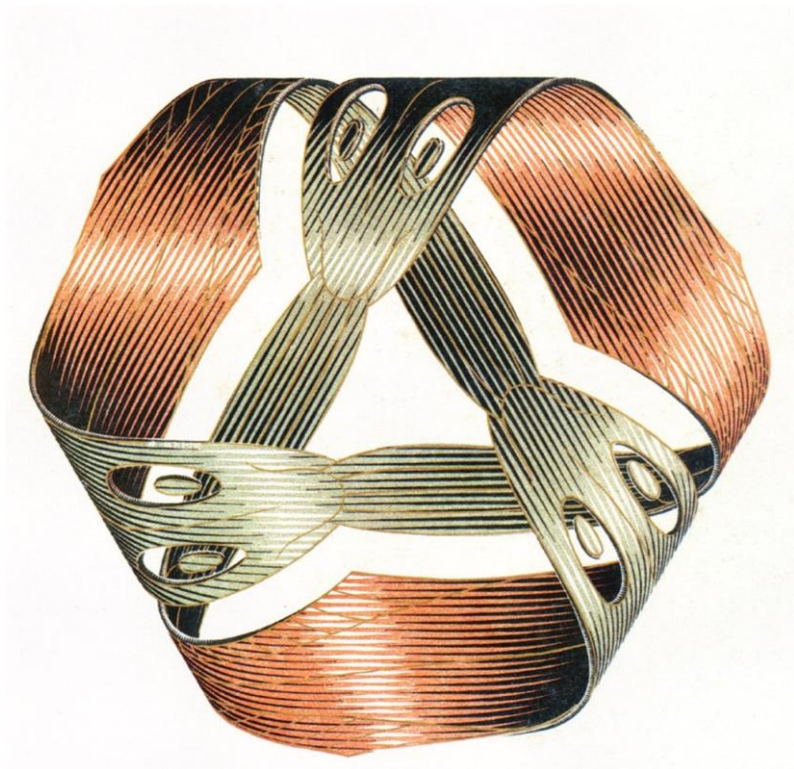
Осевые органы (стебли, корни), имеющие форму цилиндра, обладают радиальной симметрией, т.к. через ось органа можно провести три и более плоскостей симметрии. Цветки, обладающие радиальной симметрией, называют актиноморфными (правильными)	Преобразование, определяющее поворотную симметрию, – повороты вокруг прямой линии... Если система инвариантна относительно поворотов (множества операций) 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
Метамерию – повторяемость элементов побега можно считать проявлением продольной симметрии побега	Параллельный перенос пространства как целого называется трансляцией, или трансляционной симметрией (переносная симметрия)
Асимметричными, т.е. лишенными всяких плоскостей симметрии, являются некоторые листья, например вяза, бегоний	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

Подробный анализ приведенных дефиниций не входит в нашу задачу, однако даже беглый обзор разночтений в имеющихся определениях показывает необходимость серьезного пересмотра 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; теория гомологии кристаллов по Михееву; симметрия подобия по Шубникову; антисимметрия по Шубникову; цветная симметрия по Белову и т.д.

Разрабатываемые авторами подходы к количественной оценке псевдосимметрии биологических объектов и будут предметом рассмотрения в последующих разделах.



ЭЛЕМЕНТЫ  
ТЕОРЕТИКО-ГРУППОВОГО АНАЛИЗА  
ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИООБЪЕКТОВ



М. Эшер. Лента Мебиуса I. 1961, резьба по дереву, гравюра на дереве



Симметрия устанавливает забавное и удивительное родство между предметами, явлениями и теориями, внешне, казалось бы, ничем не связанными: земным магнетизмом, женской вуалью, поляризованным светом, естественным отбором, теорией групп, инвариантами и преобразованиями..., строением пространства, рисунками ваз, квантовой физикой, ... лестницами цветов, интерференционной картиной рентгеновских лучей, делением клеток морских ежей, ... равновесными конфигурациями кристаллов..., теорией относительности...

*Дж. Ньюмен*

## 2.1. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА СТЕПЕНИ СИММЕТРИЧНОСТИ БИООБЪЕКТОВ

**Д**ля количественной оценки степени симметричности биообъектов предложено использовать функционал, являющийся сверткой функций и оказавшийся эффективным инструментом при оценке псевдосимметрии различных билатерально-симметричных организмов как по меристическим, так и пластическим признакам (Гелашвили и др., 2004; 2007). Этот подход оказался полезным при анализе краниометрических признаков млекопитающих, признаков окраски и остеологии у амфибий, фолидоза у рептилий, линейных размеров листовой пластинки растений и жилкования крыльев у насекомых.

Рассмотрим задачу определения степени инвариантности конечных (т.е. ограниченных в пространстве) биологических систем относительно различных изометрических операций (т.е. движений пространства).

Простейшей моделью такой системы может быть функция трех переменных  $f(x_1, x_2, x_3)$ , интегрируемая в ограниченной области изменения ее 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  $-1$  – случаю, когда функция  $f(x_1, x_2, x_3)$  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  $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)]$ , представляющий собой свертку

$$\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)] = \frac{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3) f(\hat{g}(x_1, x_2, x_3)) dx_1 dx_2 dx_3}{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3)^2 dx_1 dx_2 dx_3}, \quad (2.1)$$

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

Пусть теперь функция  $f(x_1, x_2, x_3)$  не является константой или (и) 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,  $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)] = 1$ . Если она антисимметрична относительно данного преобразования, то  $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)] = -1$ . Если  $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)] = 0$ , то можно считать, что функция  $f(x_1, x_2, x_3)$  полностью неинвариантна (асимметрична) относительно преобразования  $\hat{g}$ . Другие значения функционала  $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)]$  соответствуют различным величинам степени симметричности (антисимметричности) функции  $f(x_1, x_2, x_3)$  относительно преобразования  $\hat{g}$ .

Рассмотрим алгоритм, позволяющий оценивать полностью симметричные и антисимметричные<sup>22</sup> объекты. Пусть имеем билатерально-симметричный объект, например лист (рис. 2.1).

Из рисунка видно, что лист полностью инвариантен относительно отражения в плоскости симметрии, обозначенной буквой  $M$ . Это означает, что если мы выбо-

---

<sup>22</sup> Группа антисимметрии в теории симметрии — группа, состоящая из преобразований, которые могут менять не только геометрическое положение объекта, но также его некоторую двузначную характеристику. Такой двузначной характеристикой может быть, например, заряд (плюс-минус), цвет (черный-белый), знак вещественной функции, направление спина (вверх-вниз).

рем на листе некоторую произвольную точку  $N$ , опустим из нее перпендикуляр  $NM$  на плоскость  $M$  и продлим этот перпендикуляр на такое же расстояние  $MN'$ , то точка  $N'$ , расположенная на конце этого отрезка, будет полностью тождественна точке  $N$ .

В качестве примера рассмотрим применение свертки для определения степени симметричности этого листа. Введем функцию  $f(x_1, x_2)$ , которая равна 1 в точках, расположенных на поверхности листа, и равна нулю во всех остальных точках. Выберем оси ортогональной системы координат таким образом, чтобы ось  $X_1$  была перпендикулярна плоскости симметрии  $M$  и начало координат лежало на этой плоскости (рис. 2.1). Тогда операция отражения в плоскости  $M$  преобразует точку с координатами  $(x_1, x_2)$  в точку с координатами  $(-x_1, x_2)$ . Для абсолютно симметричного листа значения функции в этих точках неотрицательны и равны, т.е.

$$f(x_1, x_2) = f(-x_1, x_2). \quad (2.2)$$

Тогда интеграл  $\int_{\Omega} f(x_1, x_2) f(-x_1, x_2) ds$  по всем точкам из области  $\Omega$ , совпадающей с поверхностью листа, численно равен площади листа. Этому же значению равен и интеграл, находящийся в знаменателе выражения (2.1)  $\int_{\Omega} [f(x_1, x_2)]^2 ds$ , так что для абсолютно симметричного листа получаем  $\eta_g [f(x_1, x_2)] = 1$ .

Рассмотрим теперь лист, форма которого не совсем симметрична, т.е. лишь частично инвариантна относительно отражения в плоскости  $M$ . Это означает, что соотношение (2.2) выполняется лишь для части точек из области  $\Omega'$ , принадлежащих поверхности листа. Интеграл  $\int_{\Omega} f(x_1, x_2) f(-x_1, x_2) ds$ , который берется по всей площади листа, будет равен только площади симметричной части. Напомним, что функция  $f(x_1, x_2)$  принимает значения 0 и 1, поэтому произведение функций  $f(x_1, x_2) f(-x_1, x_2)$  отлично от нуля только для тех точек, в которых функции  $f(x_1, x_2)$  и  $f(-x_1, x_2)$  одновременно не равны нулю. Пары таких точек находятся лишь в симметричной области листа. Интеграл  $\int_{\Omega} [f(x_1, x_2)]^2 ds$  в знаменателе выражения (2.1) равен площади листа, и отношение (2.1) представляет собой отношение симметричной и полной площадей листа.

Степень симметричности системы оценивается по каким-либо параметрам (признакам), которые характерны для данной системы. Так, например, показателем симметричности может быть число и взаимное расположение жилок на поверхности листа. Для этого можно использовать упрощенные способы оценки

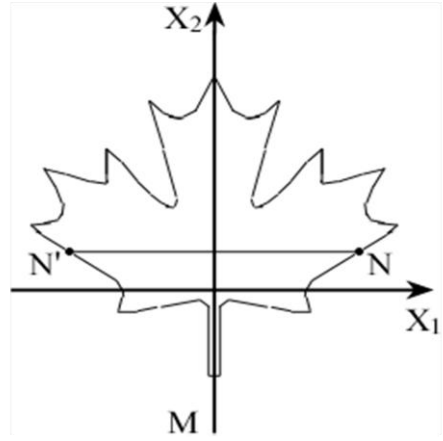


Рис. 2.1. Схематическое изображение листа, инвариантного относительно отражения в плоскости симметрии  $M$

степени симметричности. Они также определяются некоторым заданием функции  $f(x_1, x_2, x_3)$ . Рассмотрим один из способов оценки симметричности листа, который состоит в следующем. Разобьем поверхность листа на равновеликие площади, например квадраты (рис. 2.2а).

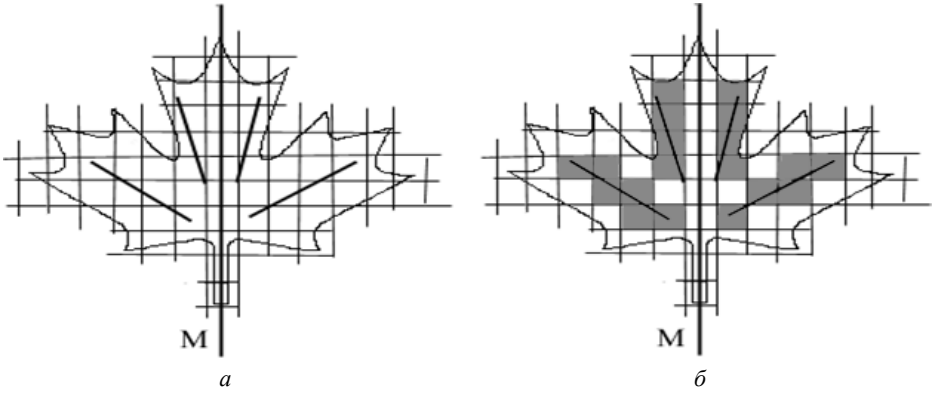


Рис. 2.2. К определению степени симметричности в расположении жилок на поверхности листа: а – схема разбиения поверхности листа на равновеликие квадраты; б – серым цветом обозначены квадраты, для которых  $f(x_1, x_2)=1$ , белым –  $f(x_1, x_2)=0$

Введем функцию  $f(x_1, x_2)$ , которая равна 1 в точках квадрата, через который проходит одна из жилок, и нулю в точках всех остальных квадратов. На рис. 2.2б квадраты, в точках которых функция  $f(x_1, x_2)$  имеет значение 1, залиты серым цветом, а квадраты, в которых функция  $f(x_1, x_2)=0$ , оставлены незакрашенными. Далее выполняем все преобразования, описанные выше. Для каждого квадрата находим симметрично расположенный квадрат. Если оба квадрата серые, то произведение функций  $f(x_1, x_2) f(-x_1, x_2) = 1$ . Если хотя бы один из квадратов белый, то  $f(x_1, x_2) f(-x_1, x_2)=0$ . Суммируем значения произведений функций для всех квадратов и делим получившуюся сумму на полное число серых квадратов на поверхности листа, получаем значение степени симметричности в расположении жилок листа. В примере, приведенном на рис. 2.2, значение числителя в выражении (2.1) равно 18 (справа и слева по 9 квадратов, которые при отражении взаимно совмещаются), полное число заштрихованных квадратов – 19. Степень инвариантности в данном случае равна

$$\eta = \frac{18}{19} \approx 0,95.$$

В общем случае для билатерального объекта введем функцию  $f(x_1, x_2)$  следующим образом. Пусть слева от плоскости  $M$  в некоторой  $r$ -й области (ячейке) разбиения значение  $j$ -го признака заданного объекта равно  $L_{jr}$ , а в симметрично расположенной области справа от  $M$ , соответственно,  $R_{jr}$ . Тогда степень инвариантности объекта по  $j$ -му признаку относительно плоскости  $M$  запишется в виде

$$\eta_{\bar{g}}[M]_j = \frac{2 \sum_{r=1}^{r_m} L_{jr} \cdot R_{jr}}{\sum_{r=1}^{r_m} (L_{jr}^2 + R_{jr}^2)}. \quad (2.3)$$

Здесь  $r_m$  – число ячеек в разбиении объекта слева и справа от плоскости  $M$ . Соответственно, величину неинвариантности (асимметричности) объекта относительно  $j$ -го признака можно записать в виде  $A_j[M] = 1 - \eta_{\hat{g}}[M]_j$ .

Для  $i$ -го объекта, характеризующегося набором  $n_i$  асимметричных признаков, инвариантность определяется выражением

$$\eta_i = \frac{2 \sum_{j=1}^{n_i} L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)},$$

а для выборки из  $m$  объектов

$$\eta = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{2 \sum_{j=1}^{n_i} L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}.$$

Величина асимметрии в этом случае может быть представлена выражением

$$\bar{A}_3 = 1 - \eta = 1 - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{2 \sum_{j=1}^{n_i} L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}.$$

Метод оценки степени инвариантности биосистем, основанный на использовании функционала (2.1), является достаточно универсальным и эффективным по следующим причинам:

- величина  $\eta_{\hat{g}}[f(x_1, x_2, x_3)]$  всегда находится в интервале от  $-1$  до  $+1$ , что позволяет использовать ее для оценки симметрии, асимметрии и антисимметрии;
- 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;
- определяя соответствующим образом оператор преобразования  $\hat{g}$ , можно оценивать степень симметричности биообъектов не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов преобразований (поворотной, трансляционной и других видов симметрий);
- предлагаемый подход дает возможность оценить симметрию (асимметрию) с любой степенью подробности, поскольку учитывает не только альтернативное, но и непрерывное варьирование признака;
- наконец, алгоритм свертки позволяет автоматизировать распознавание степени симметричности биообъектов с помощью компьютерных технологий.

Универсальность свертки (в том числе и в виде конечных сумм) подтверждается тем, что ранее алгоритмы, аналогичные выражению (2.3), были применены в качестве меры популяционного сходства по полиморфным признакам (Hedrick, 1971) и видового сходства биотических сообществ наземных моллюсков (Хохуткин, Елькин, 1982).

## 2.2. ЭЛЕМЕНТЫ ТОЧЕЧНОЙ СИММЕТРИИ В ПРИЛОЖЕНИИ К ОПИСАНИЮ ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИООБЪЕКТОВ

**К**ак уже было сказано, под симметрией понимается инвариантность объекта относительно различного рода преобразований пространства (операций симметрии). Напомним, что преобразования пространства могут быть изометрическими и неизометрическими. При изометрических преобразованиях остается постоянным расстояние между любыми двумя точками пространства. Для неизометрических преобразований вышеприведенное условие не выполняется. Изометрическими преобразованиями в трехмерном 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 преобразование подобия. Относительно такого преобразования инвариантна, например, спираль.

В биосимметрии неклассическими условно считают следующие симметрии: конформную, инверсионную, криволинейную, гомологии Михеева, цветную симметрию, антисимметрию, фрактальную симметрию самоподобия (Заренков, 2009). Эти симметрии приложимы к трехмерным биообъектам и их плоскостным изображениям. В связи с гомологиями Михеева обычно рассматривают преобразование сдвига, отличное от параллельного сдвига (трансляции) и вызывающее неоднородные деформации фигуры. Антисимметрия и цветная симметрия применимы к раске, актиноморфным цветкам и клешням ракообразных. Ранние стадии дробления животных могут быть представлены полиэдрами, и благодаря этому симметрии стадий дробления могут иметь симметрии кристаллов. Освоение неклассических симметрий может стать предпосылкой прогресса в биосимметрии.

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 является вектор переноса.

Биологический объект может быть инвариантен относительно сразу нескольких преобразований (операций симметрии). Так, например, 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 относительно поворотов 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.  $\frac{360^\circ}{5}$ , 2.  $\frac{360^\circ}{5}$ , 3.  $\frac{360^\circ}{5}$ , 4.  $\frac{360^\circ}{5}$ , 5.  $\frac{360^\circ}{5}$ . В приведенном примере симметрия цветка

характеризуется *пятью* плоскостями симметрии и *одной* осью симметрии 5-го порядка, относительно которой совершаются все *пять* поворотов на указанные выше углы. Таким образом, этот цветок инвариантен относительно 10 операций симметрии, в число которых входит и операция поворота на угол  $0^\circ$  ( $360^\circ$ ). 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 3). На рис. 2.3 схематически изображено такое листорасположение. Из рисунка видно, что данный объект не инвариантен относительно поворота на какой-либо угол, однако данная система инвариантна относительно поворота всего стебля на угол  $120^\circ$  с последующим переносом его в направлении, параллельном ортостихам, на вектор  $\vec{t}$ , а также на угол  $240^\circ$  с последующим переносом его в направлении, параллельном ортостихам, на вектор  $2\vec{t}$ , а также на угол  $360^\circ$  с последующим переносом его в направлении, параллельном ортостихам, на вектор  $3\vec{t} = \vec{T}$  (нетрудно видеть, что последняя операция эквивалентна просто переносу (трансляции) на вектор  $3\vec{t} = \vec{T}$ ) и т.д.

Описанное преобразование (поворот на  $120^\circ$  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.

Понятно, что применяя для описания симметрии подобных объектов винтовые повороты или вообще преобразования, которые содержат перенос, мы рассматриваем их бесконечными, т.е. вводим некоторый аппроксимант.

В реальности, следовательно, можно говорить лишь о приближительной симметрии (псевдосимметрии) 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. Но, кроме того, плоская форма делает лист бифациальным<sup>23</sup>, и, следовательно, можно говорить о дорзовентральной псевдосимметрии

---

<sup>23</sup> Бифациальный лист — двусторонний лист, т.е. лист, имеющий четко выраженные верхнюю (адаксиальную) и нижнюю (абаксиальную) стороны листовой пластинки. Другими словами, дорзовентральное строение листа определяется тем, что лист имеет верхнюю и нижнюю стороны, резко различающиеся по анатомическому строению, по характеру жилки, по опушению и т.д. Верхнюю сторону листа растений называют внутренней (или брюшной), а нижнюю — наружной (или спинной).

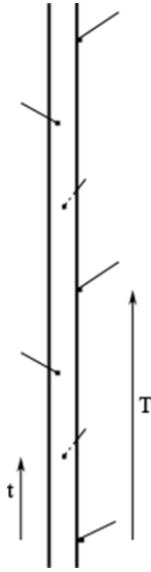


Рис. 2.3. Пример спирального листорасположения, описываемого винтовым поворотом третьего порядка

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 наборы (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 будут рассмотрены в следующем разделе.

Математика выявляет порядок, симметрию и определенность, а это – важнейшие виды прекрасного.

*Аристотель*

### 2.3. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ТЕОРИИ ГРУПП

Одним из фундаментальных свойств симметричных систем является тот факт, что наборы всех операций симметрии каждой конкретной физической, математической или любой другой системы относительно заданного признака или системы признаков не могут быть произвольными. Они представляют собой замкнутые множества с жестко заданными свойствами. Эти множества хорошо известны в математике и называются группами. Теория групп – раздел общей алгебры, изучающий алгебраические структуры, называемые группами, и их свойства. Рождением концепции групп мы обязаны пионерским работам Э. Галуа, а сегодня исчисление симметрий, называемое теорией групп, проникло в каждый уголок математики.

Группы возникают во всех областях математики, и методы теории групп оказывают сильное влияние на многие разделы алгебры. В процессе развития теории групп построен мощный инструментарий, во многом определивший специфику общей алгебры в целом, сформирован собственный глоссарий, элементы которого активно заимствуются смежными разделами математики и приложениями.

Естественно, что для математически неподготовленного читателя группы остаются некой загадочной метафорой, и чтобы снять с них завесу таинственности, очень полезен геометрический подход, обычно применяемый в преподавании теории групп. Воспользуемся наглядным примером, приведенным в книге Стюарта (2010), и рассмотрим группу симметрий равностороннего треугольника. В данном контексте полезным окажется следующее определение симметрии: симметрия некоторого математического объекта – это *преобразование*, которое *сохраняет структуру* объекта. Ключевые слова в этом определении выделены курсивом. Дадим их интерпретацию, используя в качестве примера равносторонний треугольник. Известно, что у такого треугольника невозможно отличить одну сторону или один угол от другого, чем, собственно, и определяется его симметрия. Рассмотрим эти ключевые слова по очереди.

*Преобразование.* Есть много способов воздействовать на наш треугольник: согнуть, повернуть, смять, растянуть, изменить положение в пространстве (просто подвинуть) и т.д. Однако наш выбор ограничен вторым ключевым словом.

*Структура.* Структура треугольника определяется его существенными математическими свойствами, такими как наличие трех сторон, тем, что стороны – прямые линии, сторона имеет конкретную длину и т.д. Следуя нашему определению «...*преобразование*, которое *сохраняет структуру* объекта», мы переходим к интерпретации третьего ключевого слова – *сохраняет*.

*Сохраняет.* Это означает, что структура преобразованного объекта должна соответствовать структуре исходного. Поэтому преобразованный треугольник должен по-прежнему иметь три стороны (его нельзя сминать). Стороны должны оставаться прямыми (его нельзя складывать). Одна сторона должна по-прежнему



сохранять исходную длину, так что треугольник нельзя растягивать, да и сдвигать в сторону тоже нельзя<sup>24</sup>.

Из разрешенных преобразований – следует указать поворот треугольника на некоторый угол, но не на любой. Так, поворот треугольника на прямой угол (рис. 2.4) приведет к видимому отличию повернутого треугольника от первоначального.

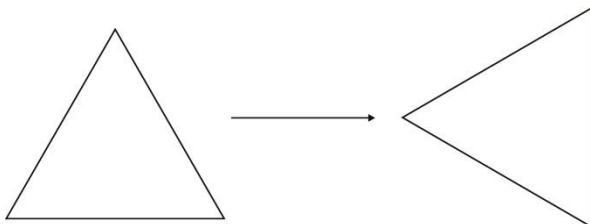


Рис. 2.4. Поворот равностороннего треугольника на  $90^\circ$

Однако при повороте на  $120^\circ$  (рис. 2.5) различить треугольники будет невозможно. Следовательно, поворот на  $120^\circ$  является симметрией равностороннего треугольника, поскольку такое преобразование сохраняет его структуру (форму и расположение). Для удобства в углах треугольника размещены черные и белые кружки, позволяющие следить за результатами различных преобразований<sup>25</sup>.

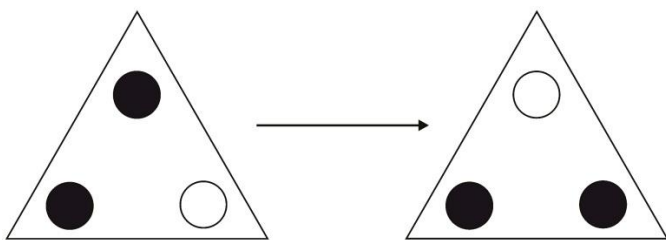


Рис. 2.5. Поворот равностороннего треугольника на  $120^\circ$

Продолжая наши манипуляции над равносторонним треугольником (рис. 2.6), мы приходим к выводу, что у него имеется шесть различных симметрий. Первые три – это поворот на  $120^\circ$ ,  $240^\circ$  и  $360^\circ$ , когда треугольник совмещен сам с собой, или, что то же самое,  $0^\circ$  (это важно! с ним не производилось никаких преобразований<sup>26</sup>). Еще три симметрии – это отражения (или зеркальная симметрия), когда один из углов треугольника остается на месте, а два других меняются местами. Линии на рис. 2.6 показывают, где надо расположить зеркало (плоскость симметрии), чтобы получить требуемое изображение. По существу эти шесть операций симметрии составляют группу симметрий равностороннего треугольника, которую мы получили, применив геометрический подход. Это частный случай, обобщение которого потребует применения более абстрактных математических

<sup>24</sup> Цвет явным образом не упоминается в качестве структуры, поскольку в данном примере не составляет различий для геометрических целей.

<sup>25</sup> Такой же прием мы используем в разделе 3.2 при описании групп симметрии венчика цветка.

<sup>26</sup> Эта тривиальная симметрия называется тождественной. Отсутствие тождественного преобразования в теории групп приведет к таким же печальным последствиям, как сложение в отсутствие нуля или умножение в отсутствие единицы.

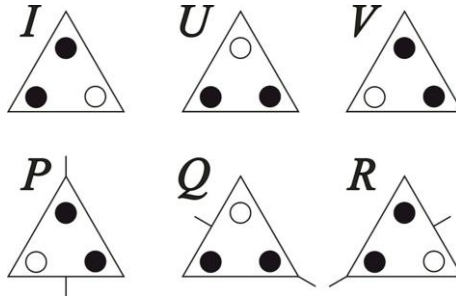


Рис. 2.6. Группа симметрий равностороннего треугольника. Пояснения в тексте

подходов, поскольку можно показать, что симметрии – это часть алгебры. Обратимся к буквенным символам, которыми обозначены шесть симметрий на рис. 2.6. Тогда единичный, или тождественный, элемент – это  $I$ ; вращения на  $120^\circ$  и  $240^\circ$ , соответственно,  $U$  и  $V$ ; три зеркальных отражения –  $P, Q, R$ . Напомним, что именно Галуа использовал «групповое свойство» перестановок, показав, что применение двух любых перестановок по очереди дает определенную третью перестановку. Для этого используется специфическая операция «умножения», заключающаяся в том, что если  $X$  и  $Y$  – два преобразования симметрии, то для получения произведения  $XY$  вначале применяется  $Y$ , а затем  $X$ . В нашем случае, если мы хотим узнать, что такое  $VU$ , мы должны к треугольнику вначале применить  $U$ , а затем  $V$ . Другими словами, вначале повернуть треугольник на  $120^\circ$ , а затем еще на  $240^\circ$ . Следовательно,  $VU$  осуществляет вращение треугольника на  $120^\circ + 240^\circ = 360^\circ$ , или  $VU = I$ . Заметим, что  $VU$  дает тот же результат, что тождественное преобразование (т.е. поворот на  $0^\circ$ ), так как на языке симметрий две симметрии считаются одинаковыми, если они приводят к одному и тому же конечному состоянию. В теории групп важен конечный результат, а не путь, которым к нему пришли.

Можно показать, что возможно из шести рассмотренных симметрий образовать тридцать шесть произведений, а вычисления – свести в «таблицу умножения». Причем точно такую же таблицу можно получить для шести перестановок корней кубического уравнения. Это совпадение иллюстрирует пример одного из наиболее мощных методов в теории групп, и его истоки связаны с именем французского математика К. Жордана, превратившего теорию групп из метода анализа решений уравнений в радикалах в самостоятельный предмет и привлекшего внимание к тому, что потом было названо теорией представлений<sup>27</sup>. Напомним, что по Галуа группы были составлены из перестановок – способов перетасовки символов.

Следующий важный шаг был сделан английским юристом и математиком А. Кэли\*, установившим, что любое линейное преобразование<sup>28</sup> можно связать с

<sup>27</sup> Теория представлений – раздел математики, изучающий абстрактные алгебраические структуры с помощью представления их элементов в виде линейных преобразований векторных пространств. В сущности, представление делает абстрактные алгебраические объекты более конкретными, описывая их элементы матрицами, а операции сложения и умножения этих объектов – сложением и умножением матриц. Среди объектов, поддающихся такому описанию, находятся группы, ассоциативные алгебры и алгебры Ли. Наиболее известной (и исторически возникшей первой) является теория представлений групп.

<sup>28</sup> Линейное преобразование на плоскости – это такое точечное отображение плоскости в себя, при котором любая прямая переходит в прямую. Произвольная точка с координатами  $(X, Y)$  в результате линейного преобразования переходит в свой образ – в точку с ко-

матрицей – квадратной таблицей из чисел, применение которой для анализа симметрий венчика цветка будет дано ниже. В нашем случае линейные преобразования – это вращения, отражения, изменения масштаба, т.е. такие преобразования многомерного пространства, которые оставляют прямые линии прямыми (без изгибов и скручиваний). Это важный результат, так как он позволяет интерпретировать по-другому группу перестановок: *представить ее* как группу линейных преобразований, т.е. группу матриц.

Итак, при рассмотрении основ теории групп мы пришли от сравнительно простых геометрических образов к матричной алгебре, и настала пора перейти от интуитивного понятия группы к строгому – математическому.

Г. Вейль, один из крупнейших математиков XX века, работы которого сыграли определяющую роль в осознании важности математической идеи симметрии для естествознания, так дает характеристику понятия группы: «Всякая совокупность, всякое множество преобразований  $\Gamma$  образует группу, если выполнены следующие условия:

- 1) тождественное преобразование  $I$  принадлежит множеству  $\Gamma$ ;
- 2) если преобразование  $S$  принадлежит множеству  $\Gamma$ , то и обратное преобразование  $S^{-1}$  также принадлежит множеству  $\Gamma$ ;
- 3) если преобразования  $S$  и  $T$  принадлежат множеству  $\Gamma$ , то и их произведение  $ST$  также принадлежит множеству  $\Gamma$ » (Вейль, 1968, с. 69–70).

В контексте настоящей работы 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 по некоторому правилу 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.

1. Умножение *ассоциативно*, т.е.

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

2. Среди элементов  $q_i$  множества  $G$  есть элемент  $e \in G$ , такой, что

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

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

ординатами  $(X_1, Y_1)$ . Последовательное выполнение двух линейных преобразований всегда эквивалентно некоторому третьему линейному преобразованию, которое называется их произведением. Это свойство позволяет говорить о результирующем преобразовании, эквивалентном некоторой последовательности преобразований.

3. Для каждого элемента  $q_i$  можно найти элемент, обозначаемый обычно  $q_i^{-1}$ , 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  $q^{-1}$  играет обратное преобразование  $S^{-1}$ ; последовательное выполнение преобразований всегда ассоциативно. Перечисленные свойства множества  $G$ , определяющие его как группу, часто называют *групповыми постулатами*.

Определение сомножителей  $q_i$  и  $q_k$  как упорядоченных пар приводит к тому, что в общем случае умножение элементов группового множества некоммутативно

$$q_i * q_k \neq q_k * q_i.$$

Несмотря на это, нетрудно убедиться, что в любой группе есть элементы, которые коммутируют между собой. Так, единичный элемент коммутирует со всеми элементами группового множества. Взаимно обратные элементы также коммутативны. Если же все элементы группы коммутируют друг с другом, то она называется *абелевой*. Примером абелевой группы может служить группа всех параллельных переносов вдоль прямой. Множество  $G$  может быть дискретным (конечным или счетным) и непрерывным. В соответствии с этим различают *дискретные* и *непрерывные* группы. Если количество элементов группового множества равно некоторому числу, то группа называется *конечной*. Количество элементов группового множества конечной группы называется *порядком*. При бесконечном числе элементов группового множества группа называется *бесконечной*.

Часто группы содержат подмножества, которые в свою очередь являются группами относительно той же операции умножения. Такие подмножества называются *подгруппами*. Очевидно, что любая группа имеет две тривиальные подгруппы – подгруппу, множество которой состоит лишь из единичного элемента  $e$ , и подгруппу, тождественную самой группе. Подгруппы, не совпадающие с единичным элементом или с исходной группой, называются *нетривиальными*. Если группа не имеет нетривиальных подгрупп, то она называется *простой*. Подгруппа максимального порядка называется максимальной подгруппой.

Среди элементов группового множества всегда можно выделить такое конечное подмножество (в общем случае не являющееся подгруппой), что при перемножении его элементов можно получить остальные элементы группы. Такое подмножество называется множеством *генераторов* или *образующих* данной группы. Группы, обладающие одним генератором, называются *циклическими*. В циклической группе все элементы представляют собой «степени» одного генератора. Иначе говоря, все элементы циклической группы могут быть получены многократным умножением ее генератора на себя. Легко доказать, что циклическая группа обязательно является абелевой. Также нетрудно убедиться, что все подгруппы циклических групп, в свою очередь, являются циклическими группами. Каждый элемент группы  $q_i$  является генератором некоторой циклической подгруппы. Порядок этой циклической подгруппы называется порядком элемента группы  $q_i$ . Так, каждую матрицу  $\varphi$ , описываю-

шую конкретную операцию симметрии, можно рассматривать как генератор некоторой циклической группы. Если эта группа конечна, то для каждой такой матрицы существует число  $M$ , такое, что

$$\varphi^M = e.$$

Для полного описания конечной группы как группового множества обычно пользуются таблицей умножения, называемой *квадратом Кэли*, который будет рассмотрен в следующем разделе.

Симметрия является той идеей, посредством которой человек на протяжении веков пытался постичь и создать порядок, красоту и совершенство.

Г. Вейль

## 2.4. ТОЧЕЧНЫЕ ГРУППЫ СИММЕТРИИ И ИХ ПРИЛОЖЕНИЕ К БИООбЪЕКТАМ

Система обозначений кристаллографических точечных групп, введенная А. Шёнфлисом, основана на том факте, что элементы симметрии в кристаллографических группах могут комбинироваться в строго определенных сочетаниях. 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  $S_n$  (от нем. *spiegel* – зеркало). Точечные группы с осью  $n$ -го порядка и параллельными ей плоскостями симметрии обозначаются символами  $C_{nv}$  (от нем. *vertical* – вертикальный), группы с перпендикулярной плоскостью –  $C_{nh}$  (от нем. *horizontal* – горизонтальный). Символ  $C_s$  принят для плоскости неопределенной ориентации, то есть не фиксированной ввиду отсутствия в группе иных элементов симметрии. Группы, имеющие одну вертикальную или горизонтальную плоскость, обозначаются  $C_{1v}$  или  $C_{1h}$ , соответственно при этом  $C_{1v}(C_{1h}) = C_s$ .

Группы, в которых помимо оси  $n$ -го 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  $D_{nh}$ . Имеются две точечные группы симметрии в трехмерном пространстве, в которых оси второго порядка располагаются перпендикулярно оси старшего порядка между плоскостями симметрии, параллельными оси порядка  $n$ . Такие группы обозначаются символами  $D_{2d}$  и  $D_{3d}$ .

В качестве примера рассмотрим актиноморфный, или правильный, цветок, схема которого заимствована из работы Donoghue et al. (1998). Поскольку симметрия цветка связана чаще всего именно с венчиком, сосредоточим наше внимание на симметрии раздельнолепестного венчика, состоящего из пяти лепестков (рис. 2.7).

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

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.

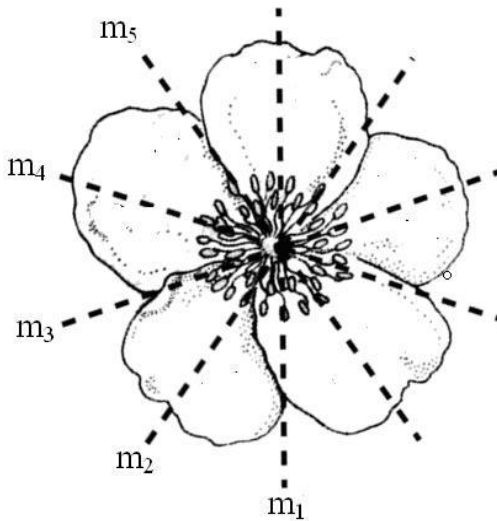


Рис. 2.7. Схема актиноморфного цветка из работы Donoghue et al. (1998),  $m_1 \dots m_5$  – плоскости симметрии

Вернемся к бифациальному листу, для которого характерны два отражения в плоскостях симметрии, пересекающихся под углом  $90^\circ$ . В соответствии с  $mmN$ -теоремой (Чупрунов и др., 2004) два отражения в плоскостях симметрии, пересекающихся под углом  $\varphi$ , дают в произведении поворот вокруг оси симметрии с элементарным углом поворота  $2\varphi$ , 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  $C_{2v} = \{e, 2^1, m_1, m_2\}$ .

Одним из наиболее полных способов описания конечной группы является ее представление в виде таблицы умножения, которую иногда называют квадратом 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 каждой строки и столбца записывается элемент группы, являющийся результатом «умножения» соответствующих элементов, находящихся в первой строке и первом столбце (именно в таком порядке сомножителей). Таблица умножения для группы  $C_{5v}$  имеет вид:

	$e$	$5^1$	$5^2$	$5^3$	$5^4$	$m_1$	$m_2$	$m_3$	$m_4$	$m_5$
$e$	$e$	$5^1$	$5^2$	$5^3$	$5^4$	$m_1$	$m_2$	$m_3$	$m_4$	$m_5$
$5^1$	$5^1$	$5^2$	$5^3$	$5^4$	$e$	$m_5$	$m_1$	$m_2$	$m_3$	$m_4$
$5^2$	$5^2$	$5^3$	$5^4$	$e$	$5^1$	$m_4$	$m_5$	$m_1$	$m_2$	$m_3$
$5^3$	$5^3$	$5^4$	$e$	$5^1$	$5^2$	$m_3$	$m_4$	$m_5$	$m_1$	$m_2$
$5^4$	$5^4$	$e$	$5^1$	$5^2$	$5^3$	$m_2$	$m_3$	$m_4$	$m_5$	$m_1$
$m_1$	$m_1$	$m_2$	$m_3$	$m_4$	$m_5$	$e$	$5^1$	$5^2$	$5^3$	$5^4$
$m_2$	$m_2$	$m_3$	$m_4$	$m_5$	$m_1$	$5^4$	$e$	$5^1$	$5^2$	$5^3$
$m_3$	$m_3$	$m_4$	$m_5$	$m_1$	$m_2$	$5^3$	$5^4$	$e$	$5^1$	$5^2$
$m_4$	$m_4$	$m_5$	$m_1$	$m_2$	$m_3$	$5^2$	$5^3$	$5^4$	$e$	$5^1$
$m_5$	$m_5$	$m_1$	$m_2$	$m_3$	$m_4$	$5^1$	$5^2$	$5^3$	$5^4$	$e$

Рассмотрим подробнее заполнение таблицы умножения для актиноморфного цветка, изображенного на рис. 2.8. Теперь для удобства на каждом из лепестков, через которые проходят плоскости симметрии  $m$ , проставлены точки (1...10), в которые перемещается точка 1, при соответствующей операции симметрии (рис. 2.8).

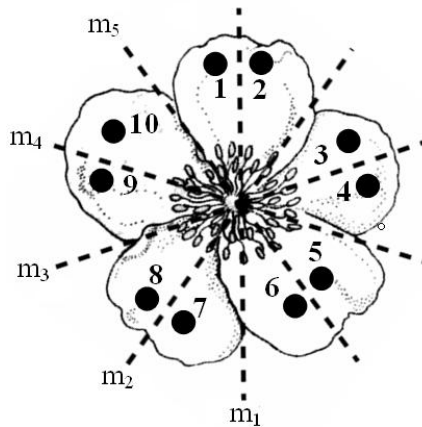


Рис. 2.8. Схема актиноморфного цветка из работы Donoghue et al. (1998) с дополнениями:  $m_1...m_5$  – плоскости симметрии; 1...10 – вспомогательные точки для заполнения квадрата Кэли

### Примеры заполнения таблицы умножения

**Пример 1.** Точка 1 элементарным поворотом  $5^1$  (на один элементарный угол) переводится в точку 3. Точка 3 в плоскости  $m_1$  отражается в точку 10. Точка 10 является отражением точки 1 в плоскости  $m_5$ . Символически это можно записать следующим образом:

$$m_1 * 5^1 = m_5; 1 \xrightarrow{5^1} 3 \xrightarrow{m_1} 10.$$

**Пример 2.** Точка 1 элементарным поворотом  $5^1$  переводится в точку 3. Точка 3 отражается в плоскости  $m_2$  в точку 2. Точка 2 является отражением точки 1 в плоскости  $m_1$ :

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



**Пример 3.** Точка 1 отражается в плоскости  $m_2$  в точку 4. Точка 4 операцией поворота  $5^1$  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 4.** Точка 1 отражается в плоскости  $m_2$  в точку 4, затем операцией поворота  $5^3$  (на три элементарных угла) точка 4 переводится в точку 10. Точка 10 является отражением точки 1 в плоскости  $m_5$ :

$$5^3 * m_2 = m_5; 1 \xrightarrow{m_2} 4 \xrightarrow{5^3} 10.$$

**Пример 5.** Точка 1 отражается в плоскости  $m_4$  в точку 8, которая отражается в плоскости  $m_2$  в точку 7, что эквивалентно повороту точки 1 на  $5^3$  (на три элементарных угла):

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

Группа  $C_{5v}$  содержит 6 нетривиальных подгрупп, т.е. таких подмножеств, которые сами являются группами. Одной из таких подгрупп является 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), для которых их квадраты Кэли имеют вид:

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

Это пять взаимно изоморфных, но разных в геометрическом смысле подгрупп, которые кроме тождественной операции ( $e$ ) содержат еще отражения в плоскости ( $m$ ) и обозначаются  $C_s$ . Таким образом, симметрия рассматриваемого актиноморфного цветка описывается группой  $C_{5v}$ , содержащей 6 нетривиальных подгрупп: одну подгруппу  $C_5$  и пять подгрупп  $C_s$ .

Итак, система обозначений кристаллографических точечных групп, введенная А. Шёнфлисом, может быть применена для приближенного описания псевдосимметрии биологических объектов. Несмотря на то, что группа – одна из основных абстрактных математических структур, она имеет многочисленные приложения как в самой математике (в геометрии, теории функций, теории дифференциальных уравнений и др.), так и за ее пределами (в кристаллографии, в классической и квантовой механике, в теории элементарных частиц, в химии, в биологии и т.д.). Понятие группы отражает фундаментальное свойство вещей – симметрию и поэтому связано с такими понятиями, как целесообразность, соразмерность, оптимальность, совершенство, красота.

## 2.5. ПРИНЦИПЫ НЕЙМАНА И КЮРИ В ПРИЛОЖЕНИИ К БИООБЪЕКТАМ

**В**ид описываемой системы может определять некоторые особенности ее симметрии. Так, например, 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 Вейль (1968), 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 – положительный, отрицательный и поперечный, определяемый силой тяжести. 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 *Vicia faba*, при вертикальном росте оси наблюдается асимметрия листьев, указывающая на ее дорзовентральность. Плагитропные побеги обычно ориентированы наклонно к горизонту вверх, горизонтально или наклонно вниз. Надземные плагитропные побеги обычно дорзовентральны. Растения с подобными побегами отличаются анизотиллией и анизоризией. 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.

Такие общие симметричные особенности систем в общем случае описываются принципом Неймана, одна из формулировок которого следующая: группа симметрии некоторого свойства ( $G_{\text{свойст.}}$ ) является надгруппой группы симметрии структуры системы ( $G_{\text{структ.}}$ ):

$$G_{\text{структ.}} \subseteq G_{\text{свойст.}}$$

Смысл принципа Неймана заключается в том, что преобразование симметрии, свойственное кристаллу, не может изменить его физические свойства.

Свойства систем, как правило, описываются непрерывными группами, которые можно представить как предельные случаи точечных групп симметрии. Они обычно называются предельными группами.

**Предельные группы.** Точечные группы, содержащие оси симметрии бесконечного порядка, называются предельными группами симметрии, или группами

Кюри. Кюри выделил 7 предельных точечных групп, и каждая из 32 точечных групп симметрии кристаллов является подгруппой, по меньшей мере, одной из них. Конечные геометрические фигуры, которые характеризуют группы Кюри, представлены на рис. 2.9.

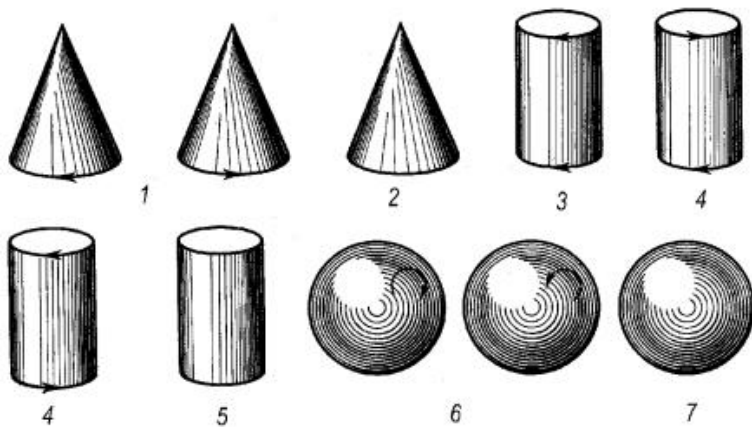


Рис. 2.9. Конечные геометрические фигуры, обладающие предельной симметрией (обозначения групп даны международными символами, в скобках – символы Шёнфлиса):

- 1 – вращающийся конус – группа  $\infty$  ( $C_\infty$ ),
- 2 – неподвижный конус – группа  $\infty m$  ( $C_{\infty m}$ ),
- 3 – вращающийся цилиндр – группа  $\infty/m$  ( $C_{\infty h}$ ),
- 4 – цилиндр, торцы которого закручены в разные стороны, – группа  $\infty 2$  ( $D_\infty$ ),
- 5 – неподвижный цилиндр – группа  $\infty/m m$  ( $D_{\infty h}$ ),
- 6 – сфера, все радиусы которой закручены в одну сторону, – группа  $\infty/\infty$  ( $R$ ),
- 7 – неподвижный шар – группа  $\infty/\infty m$  ( $R_h$ )

1. Группа  $\infty$ . Содержит только одну ось симметрии бесконечного порядка. Ей соответствует равномерно вращающийся круговой конус. Группа полярна и энантиоморфна (т.к. конус может вращаться как вправо, так и влево). Группа  $\infty$  является предельной для кристаллографических групп 1, 2, 3, 4, 6.

2. Группа  $\infty m$ . Содержит ось симметрии бесконечного порядка и бесконечное число продольных плоскостей симметрии, пересекающихся между собой по оси конуса. Ей соответствует покоящийся круговой конус. Группа полярна, но не энантиоморфна (энантиоморфные тела можно совместить друг с другом только путем зеркального отражения). Такова симметрия однородного электрического поля: вектор напряженности  $\mathbf{E}$  можно изобразить полярной стрелкой.

3. Группа  $\infty/m$ . Содержит ось бесконечного порядка, перпендикулярную ей плоскость симметрии и центр инверсии. Ей соответствует вращающийся цилиндр. Группа неполярна: оба конца оси можно совместить друг с другом путем отражения в поперечной плоскости симметрии. Обычно эту группу называют аксиальной. В группе нет энантиоморфных форм, т.к. цилиндр, вращающийся вправо, можно совместить с цилиндром, вращающимся влево, путем отражения в центре инверсии или просто перевернув. Симметрией  $\infty/m$  обладает поле постоянного магнита и магнитное поле прямолинейного тока. Северный и южный полюсы магнитного поля  $\mathbf{H}$  преобразуются друг в друга с помощью операции симметрии,

присущей самому магнитному полю. Этим они и отличаются от полюсов электрического поля, которые не преобразуются друг в друга никакими операциями симметрии, присущими магнитному полю.

4. Группа  $\infty 2$ . Содержит ось симметрии бесконечного порядка вдоль оси цилиндра и бесконечное число поперечных осей второго порядка. Может быть представлена цилиндром, концы которого закручены в разные стороны. В группе возможен энантиоморфизм. Такая симметрия характерна для удельного вращения плоскости поляризации в анизотропной среде: независимо от того, как смотреть на цилиндр, снизу или сверху, правое вращение остается правым, а левое – левым.

5. Группа  $\infty/m$ . Содержит одну ось бесконечного порядка, совпадающую с геометрической осью цилиндра, одну перпендикулярную ей плоскость  $m$ , бесконечное число продольных плоскостей симметрии  $m$ , бесконечное число продольных осей второго порядка, перпендикулярных оси цилиндра, и центр симметрии. Ей соответствует покоящийся цилиндр. Такова симметрия одноосного сжимающего (растягивающего) механического усилия, которое является тензорной величиной.

6. Группа  $\infty/\infty$ . Описывает симметрию шара, радиусы которого вращаются в одну сторону (если смотреть со стороны поверхности шара). Такой шар не имеет плоскостей симметрии, но имеет множество осей бесконечного порядка. Шар с симметрией  $\infty/\infty$  может иметь две энантиоморфные модификации – левую и правую. Такова симметрия удельного вращения плоскости поляризации в изотропной среде.

7. Группа  $\infty/\infty m$ . Описывает симметрию обыкновенного шара. Содержит бесконечное число осей бесконечного порядка и плоскостей симметрии  $m$ , пересекающихся в центре шара, совпадающем с центром симметрии. Эта симметрия соответствует таким скалярным воздействиям, как гидростатическое сжатие и однородный нагрев.

С учетом этих 7 групп получается всего 39 точечных групп симметрии, при этом 32 группы симметрии кристаллических многогранников являются подгруппами предельных групп.

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.

Симметрия составной системы может быть как выше, так и ниже симметрии составляющих ее частей. Процесс понижения симметрии составной системы по отношению к симметрии составных частей называется диссимметризацией системы. Частные случаи диссимметризации, связанные с понижением симметрии системы, находящейся во внешних полях, описывает *принцип Кюри*. В 1884–1885 гг. П. Кюри опубликовал серию статей по вопросам упорядоченности и повторяемости, лежащих в основе изучения симметрии кристаллов. По быстрой последовательности работ можно судить, насколько П. Кюри был поглощен физикой кристаллов. Его теоретические и экспериментальные исследования в этой области группируются вокруг общего принципа – принципа симметрии, который был им постепенно установлен, окончательное выражение этот принцип получил лишь в

статьях, опубликованных в период с 1893 по 1895 г. Вот формулировки, ставшие с тех пор классическими.

*«Когда определенные причины вызывают определенные следствия, то элементы причин должны проявляться в вызванных ими следствиях».*

*«Когда в каких-либо явлениях обнаруживается определенная диссимметрия, то эта же диссимметрия должна проявляться в причинах, их породивших».*

*«Положения, обратные этим, неправильны, по крайней мере, практически; иначе говоря, следствия могут обладать более высокой симметрией, чем вызвавшие их причины».*

Первостепенное значение этих положений, весьма совершенных при их простоте, заключается в том, что элементы симметрии, о которых идет речь, относятся ко всем физическим явлениям без исключения. Руководствуясь углубленным изучением групп симметрии, которые могут существовать в природе, П. Кюри показал, как нужно пользоваться этими положениями – в той же мере геометрическими, как и физическими, чтобы предвидеть, возможно ли то или иное явление в данных условиях или невозможно. В начале одной из статей он высказывает такое утверждение: «Я полагаю, что следует ввести в физику понятия симметрии, привычные для кристаллографии».

В соответствии с принципом Кюри система 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 – пересечение групп симметрии  $G$  и воздействия  $G^B$ :

$$G^{\wedge} = G \cap G^B. \quad (2.4)$$

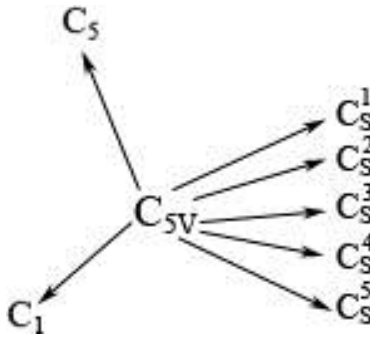
В отличие от принципа Неймана, связывающего симметрии свойств и симметрию кристалла, не испытывающего внешнего воздействия, принцип Кюри позволяет определить симметрию кристалла под внешним воздействием.

Рассмотрим возможности и ограничения, которые накладывает принцип Кюри на симметрию растительных объектов. Мы уже показали, что симметрия актиноморфного цветка на рис. 2.7 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  $C_1$ .

Если все составные части рассматриваемой системы (лепестки цветка) одновременно изменят свою форму таким образом, что каждый лепесток становится неинвариантным (асимметричным) относительно отражения в плоскости симметрии, то останется ось пятого порядка (все лепестки одинаковы и несимметричны). В этом случае система описывается группой симметрии  $C_5$ . Можно представить ситуацию, когда один или несколько (но не все) лепестков симметричны. В этом случае система неинвариантна относительно оси пятого порядка, но инвариантна относительно группы  $C_s$ . 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 диссимметризация 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.

Можно проиллюстрировать сказанное также 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  $\infty m$ . Тогда, в соответствии с (2.4), симметрия листовой пластинки останется прежней только в том случае, когда 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 понизится до группы  $C_s$  (билатеральная симметрия). Это также будет сопровождаться исчезновением оси симметрии второго порядка листовой пластинки, то есть листовая пластинка становится бифациальной. С точки зрения псевдосимметрии сказанное означает, что степени инвариантности листовой пластинки относительно поворота вокруг оси второго порядка и отражения относительно дорзовентральной плоскости заметно понизятся 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 Заренков (2005, 2009), опирающийся в своих построениях на основополагающие идеи Зенкевича (1948) и Беклемишева (1964). Представляют также интерес результаты изучения морфологического разнообразия полиэдрических колоний зеленого жгутиконосца пандорины (*Pandorina morum*), проведенного Войтеховским с соавторами (2006). Авторы полагают, что для растущих

и выращенных в искусственных (но близких к природным) условиях колоний пандорины соблюдается принцип диссимметризации Кюри, поскольку из многообразия теоретически возможных форм реализуются самые симметричные, максимально реализующие симметрию покоящейся водной среды.

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



АНАЛИЗ ПСЕВДОСИММЕТРИИ  
ДВУМЕРНЫХ ИЗОБРАЖЕНИЙ  
БИООБЪЕКТОВ



М. Эшер. Мозаика с рептилией. 1941, гравюра на дереве





Что может быть больше похоже на мою руку или на мое ухо, чем их собственное отражение в зеркале? И все же я не могу поставить ту руку, которую я вижу в зеркале, на место оригинала.

*И. Кант*

### 3.1. МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ПСЕВДОСИММЕТРИИ 2D-ИЗОБРАЖЕНИЙ БИООБЪЕКТОВ

**Н**а основе метода оценки степени инвариантности биосистем с помощью свертки был разработан комплекс программ для расчета степени псевдосимметрии (BioPs<sup>29</sup> – Biological Pseudosymmetry) относительно зеркального отражения для плоских билатерально-симметричных объектов, например листовых пластинок древесных растений или лепестков цветка (BioPsLeaf – Biological Pseudosymmetry Leaf – биологическая псевдосимметрия листа), а также поворотной симметрии цветка (BioPsFlower – Biological Pseudosymmetry Flower – биологическая псевдосимметрия цветка).

Программы позволяют рассчитывать степень псевдосимметрии относительно *зеркального отражения* и *поворотной симметрии* 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 яркостях пикселей, принадлежащих объекту. Пикселы – единичные квадратные элементы изображения, внутри каждого из которых яркость полагается одинаковой. При получении цифрового изображения с достаточно высоким разрешением пикселы достаточно малы и могут соответствовать мельчайшим видимым деталям объекта. Под функцией  $f(x_1, x_2)$  в этом случае будем понимать функцию яркостей пикселей изображения, заданную таблицно.

Выражение интегральной свертки (2.1) приобретает вид конечной суммы:

$$\eta = \frac{\sum_{i,j} A_{i,j} \cdot B_{i,j}}{\sum_{i,j} A_{i,j}^2}, \quad (3.1)$$

где  $\eta$  – степень псевдосимметрии объекта,  $A$  – матрица яркостей исходного изображения,  $B$  – матрица яркостей, полученная в результате отражения матрицы  $A$  относительно выбранной плоскости.

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* ( $\eta_b$ ) вычисляется относительно плоскости отражения, проходящей через

---

<sup>29</sup> См. приложение 1.

центральную жилку листовой пластинки или середину лепестка. При этом можно явно указать вручную 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  $\eta$ , поскольку пиксели с нулевой яркостью не вносят вклад в свертку. Очевидно, что разработанный подход может быть применен и к другим аналогичным объектам.

Несколько слов о необходимых процедурах подготовки биологического материала к автоматической оценке псевдосимметрии 2D-изображений. Программа работает с одиночными изображениями форматов jpg и bmp. Объекты сканируются как цветное фото, с разрешением 300 dpi (пикселей на дюйм), и сохраняются в формате bmp, что позволяет в дальнейшем работать в программе с этим форматом. Объекты рекомендуется сканировать на черном фоне во избежание погрешностей в программе, связанных с тенью, которая возникает при сканировании на белом фоне.

Как указывалось выше, алгоритм свертки был положен в основу метода оценки степени симметрии цветка по отношению к операции поворота вокруг его оси, то есть его *поворотной симметрии* ( $\eta_r$ ). В этом случае в выражении (3.1)  $A$  – матрица яркостей пикселей исходного изображения,  $B$  – матрица яркостей пикселей, полученная в результате поворота матрицы  $A$  относительно выбранной оси (точки поворота). В разработанной компьютерной программе реализован алгоритм поворота исходного изображения на произвольный угол. Для вычисления степени поворотной симметрии программа использует выражение (3.1). Матрица яркостей пикселей исходного изображения накладывается на матрицу яркостей пикселей повернутого изображения, затем перемножаются яркости пикселей с совпадающими координатами. Суммируя значения таких произведений для всех пикселей, находящихся на области перекрывания 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 затем изображается графически в виде симметрограммы.

*Симметрограмма представляет собой график зависимости величины псевдосимметрии от угла, на который производится поворот объекта относительно исходного изображения, согласно заданному шагу по углу.*

В качестве тестового примера можно привести результаты расчета поворотной симметрии для правильного геометрического объекта – 12-лучевой звезды (рис. 3.1).

На рис. 3.2 показана симметрограмма для 12-лучевой звезды. Можно наблюдать 12 локальных максимумов, соответствующих степени псевдосимметрии, равной единице, при углах поворота на  $30^\circ$ ,  $60^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $120^\circ$  и т.д., в том числе для  $0^\circ$  (или  $360^\circ$ ), что говорит об оси симметрии 12-го порядка.

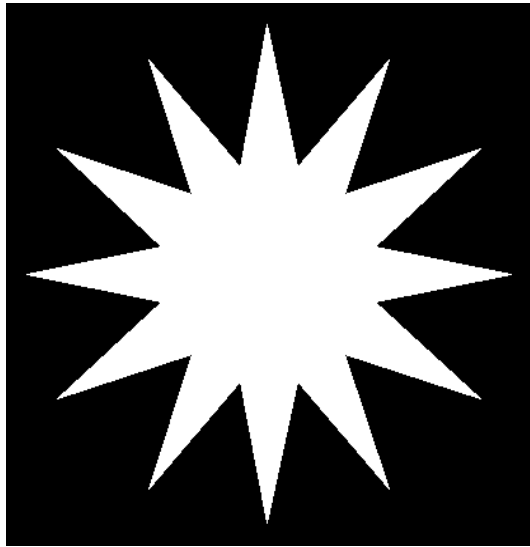


Рис. 3.1. Пример изображения объекта (12-лучевой звезды) с осью поворотной симметрии 12-го порядка

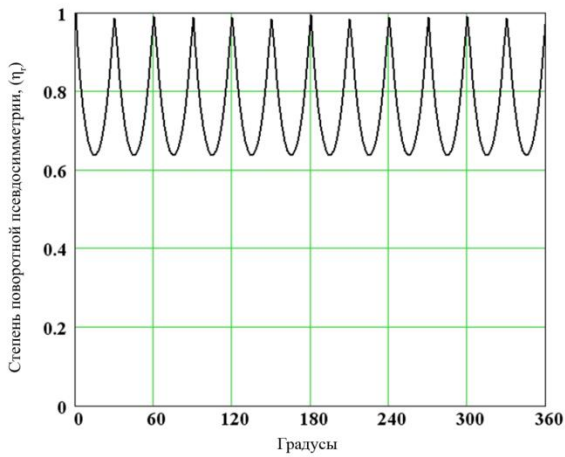


Рис. 3.2. График зависимости (симметрограмма) степени поворотной симметрии 12-лучевой звезды от угла поворота относительно ее центра

### 3.2. ПСЕВДОСИММЕТРИЯ ВЕНЧИКА ЦВЕТКА

**Р**ассмотрим вычисление поворотной симметрии с помощью программы BioPsFlower<sup>30</sup> на примерах схематичных изображений венчика актиноморфного и зигоморфного цветков, представленных на рис. 3.3. Симметрия венчика рассматриваемого актиноморфного цветка (рис. 3.3А) приближенно описывается точечной группой  $C_{5v}$ , содержащей 6 нетривиальных подгрупп (одну подгруппу  $C_5$  и пять подгрупп  $C_s$ ), что подтверждается полученной симметрограммой (рис. 3.3В). Действительно, на графике хорошо видны 5 локальных максимумов при углах поворота  $\sim 72^\circ, 144^\circ \dots 360^\circ(0^\circ)$ , что говорит об оси симметрии 5-го порядка и дает основание в данном случае провести 5 плоскостей отражения ( $m_1 \dots m_5$ ) через лепестки.

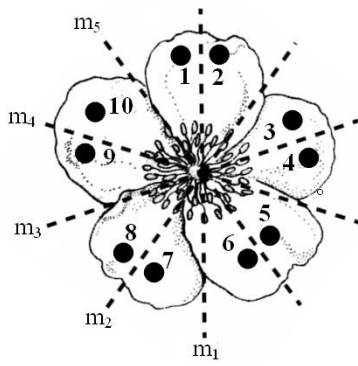
Имеет смысл оценивать степень симметричности системы как минимальное число  $\eta$  среди операций одной циклической подгруппы. Если циклических подгрупп  $n$ , то в принципе можно рассчитать  $n$  таких характеристик. Однако можно показать (Чупрунов, 2015), что степень инвариантности относительно сопряженных подгрупп одинакова.

*Так, например, инвариантность (симметричность) биообъекта, в данном случае рассматриваемого актиноморфного цветка, приближенно описываемого группой  $C_{nv}$ , в целом может характеризоваться двумя числовыми величинами, а именно: минимальными значениями симметрии как среди всех ее локальных максимумов для поворотной симметрии ( $\eta_r$ ), так и для степеней симметрии относительно зеркальных отражений ( $\eta_b$ ).*

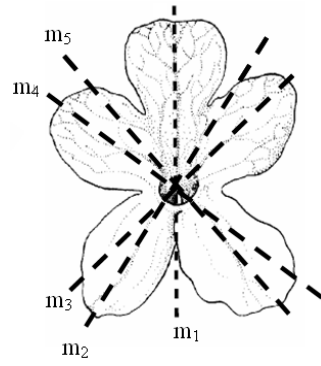
Количественная оценка степени псевдосимметрии венчика этого актиноморфного цветка показывает, что минимальное значение поворотной псевдосимметрии среди значений её локальных максимумов составляет  $\eta_r = 0,87$  при углах поворота  $147^\circ$  и  $213^\circ$ . В свою очередь, минимальное значение симметрии  $\eta_b = 0,91$  зеркального отражения имеет место в плоскости  $m_2$ , что можно оценить с помощью программы BioPsLeaf (приложение 1).

Проведем аналогичную оценку степени симметрии венчика зигоморфного цветка (рис. 3.3Б). Традиционный анализ предполагает проведение только одной плоскости симметрии ( $m_1$ ) (Donoghue et al., 1998). Однако симметрограмма показывает наличие 5 локальных максимумов (рис. 3.3Г), что говорит об оси симметрии 5-го порядка. Таким образом, симметрия венчика зигоморфного цветка также приближенно описывается группой  $C_{5v}$ , содержащей 6 нетривиальных подгрупп: одну подгруппу  $C_5$  и пять подгрупп  $C_s$ . Следовательно, и для венчика зигоморфного (билатерально-симметричного, или моносимметричного) цветка количественно показано наличие поворотной симметрии с минимальным значением  $\eta_r = 0,74$ . В свою очередь, анализ зеркальной симметрии показывает, что минимальное значение  $\eta_b = 0,65$  имеет место для плоскости  $m_4$ .

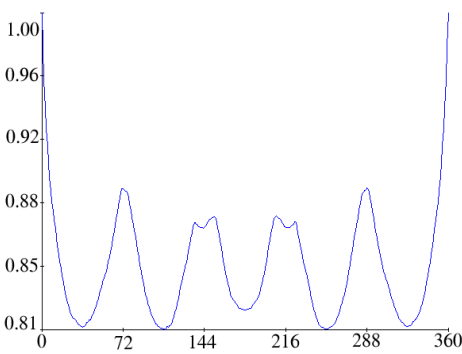
<sup>30</sup> См. приложение 1.



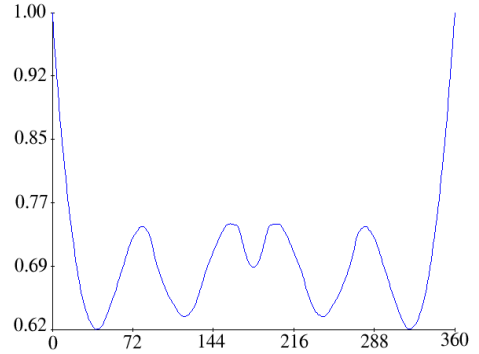
А



Б



В



Г

Рис. 3.3. Анализ поворотной псевдосимметрии. А, Б – схемы венчика актиноморфного и зигоморфного цветков; В, Г – соответствующие симметрограммы. По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

Итак, применение теории групп и количественных оценок псевдосимметрии позволяет формализовать анализ различий в геометрии венчика цветка. Несмотря на то, что в данном тестовом примере оба венчика модельных цветков (актиноморфный и зигоморфный) описываются группой  $C_{5v}$ , минимальные значения степени псевдосимметрии дают возможность четко диагностировать их различия.

Формализация описания псевдосимметрии венчика 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. 3.4 и 3.5 представлен гипотетический эволюционный ряд, иллюстрирующий на примере сем. *Fabaceae* возможный переход от

актиноморфного цветка питецеллобиума многоголовчатого (*Pithecellobium polycephalum*) (рис. 3.4А) к выраженно зигоморфному цветку гороха посевного (*Pisum sativum*) (рис. 3.5Б).

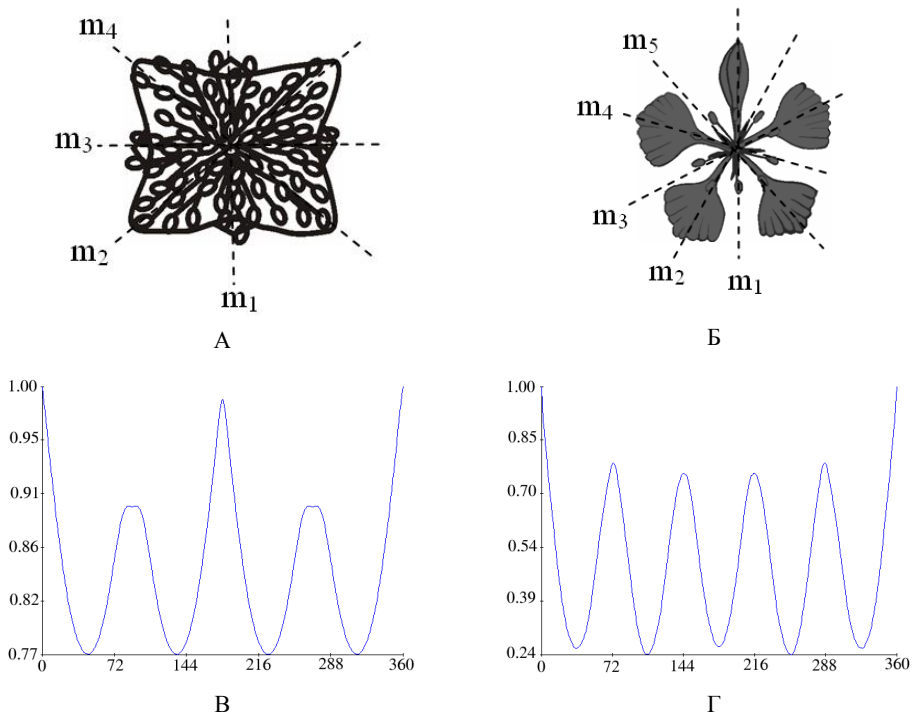


Рис. 3.4. Псевдосимметрия венчиков цветков представителей сем. *Fabaceae*: А – *Pithecellobium polycephalum*; Б – *Delonix regia*; В–Г – соответствующие симметрограммы. По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

При этом питецеллобиум многоголовчатый характеризуется преимущественно анемофилией, для делоникса царского (*Delonix regia*) (рис. 3.4Б) и комензии вьющейся (*Comensia scandens*) (рис. 3.5А) отмечается смешанный способ опыления (анемо- и энтомофилия), а цветки гороха посевного, как и других близких к нему видов, опыляются преимущественно перепончатокрыльями. Как можно видеть из соответствующих симметрограмм, имеет место закономерный переход от групп псевдосимметрии  $C_{4v}$  и  $C_{5v}$  (рис. 3.4В, Г), описывающих разную выраженность актиноморфности, к группе  $C_s$  (рис. 3.5В, Г) для типично зигоморфного цветка, моно-симметричность которого подтверждается видом симметрограммы, имеющей только один выраженный локальный максимум при повороте на  $360^\circ$  ( $0^\circ$ ) градусов.

Подчеркнем, что приведенные выше расчеты выполнены в рамках изометрических преобразований и обсуждение их биологических аспектов имеет отношение только к венчику цветка с двойным околоцветником<sup>31</sup>. Наружный же круг

<sup>31</sup> Зеленые листочки двойного околоцветника образуют чашечку (наружный круг) и называются чашелистиками, окрашенные листочки двойного околоцветника образуют венчик (внутренний круг) и называются лепестками.

околоцветника, состоящий из чашелистиков, образующих чашечку (рис. 3.6), в этих расчетах не принимался во внимание.

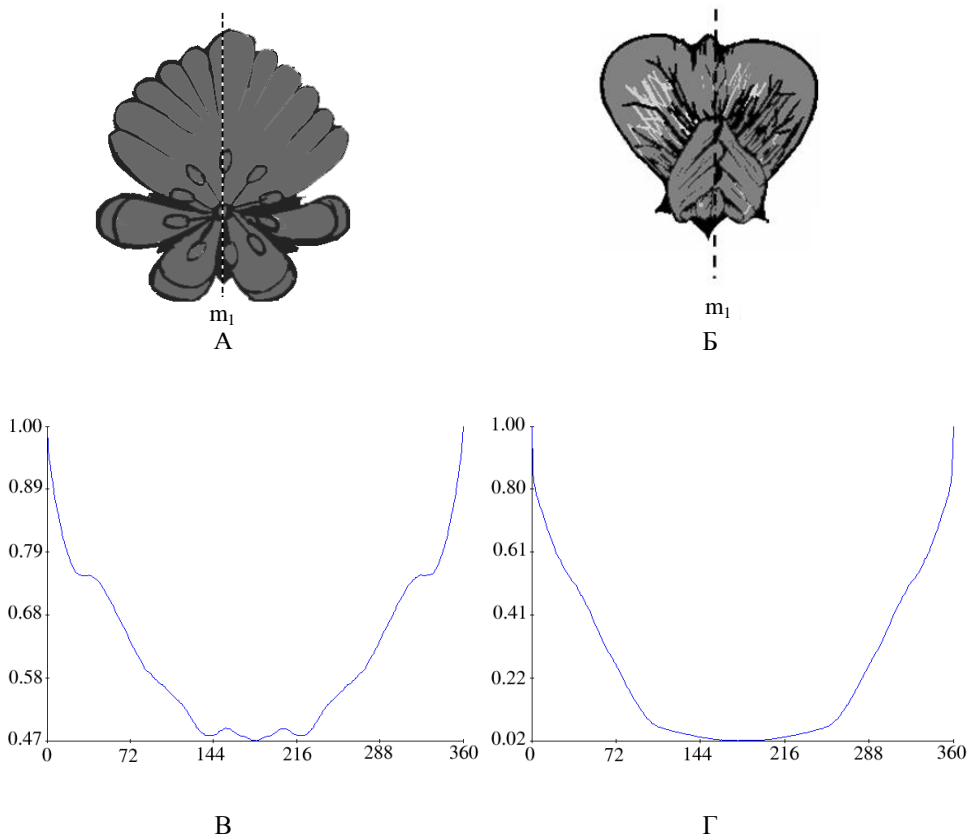


Рис. 3.5. Псевдосимметрия венчиков цветков сем. *Fabaceae*: А – *Comensia scandens*; Б – *Pisum sativum*; В–Г – соответствующие симметрограммы: по оси ординат – степень инвариантности поворотной симметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

Между тем С.В. Петухов (1981) обращал внимание биологов на так называемые конформные симметрии<sup>32</sup>, показав перспективу их возможностей на примере биообъектов, в частности цветка. Так, рассматривая пятилучевой цветок (рис. 3.7А), состоящий из двух «пятилучевых звезд» (или пентазвезд – по терминологии С.В. Петухова), т.е. венчика и чашечки, автор отмечает, «что в строении этого цветка с точки зрения евклидовой геометрии представлены два типа симметрии: дискретного вращения на пятую часть окружности и зеркального отражения относительно некоторых радиальных осей. Форма цветка после этих преобразований полностью совмещается с формой цветка до преобразования». Однако, по мнению С.В. Петухова, в этом цветке присутствует и симметрия неевклидова типа, характерная для конформной геометрии: симметрия инверсии относительно окружности конечного радиуса, как это поясняется на рис. 3.7Б. При указанной инверсии формообразующая кривая первой пентазвезды переходит в формообразующую

<sup>32</sup> О конформной симметрии см. раздел 1.1.



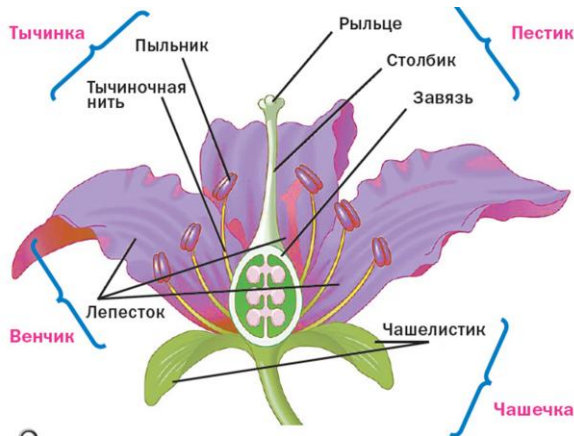


Рис. 3.6. Строение цветка с двойным околоцветником

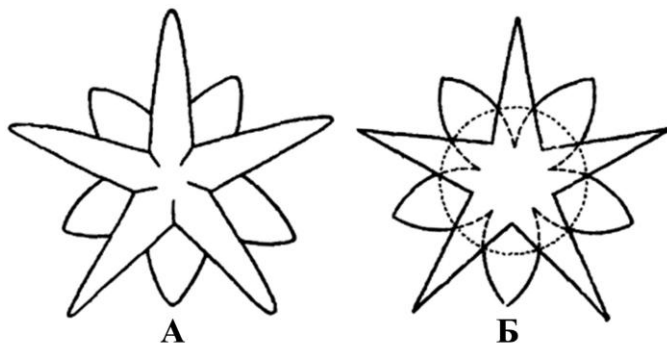
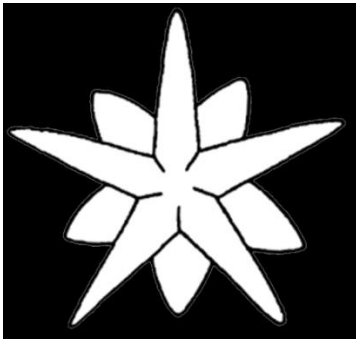


Рис. 3.7. Примеры конформной симметрии (Петухов, 1981).

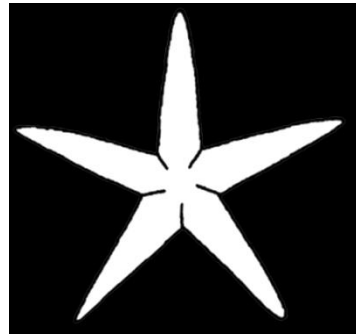
А, Б — цветок и схема, поясняющая конформное отображение цветка

кривую второй и наоборот, в результате чего очертания совокупности из обеих пентазвезд не изменяются. Конформное согласование венчика и чашечки простого цветка, по мнению ряда авторов (Петухов, 1981; Сонин, 1987; Заренков, 2009), характерно для цветков разных видов и, возможно, иллюстрирует реализацию в живой природе принципа построения биологических тел из конформно-симметричных блоков. Заметим, что количественных оценок конформных преобразований цветков эти авторы не приводят.

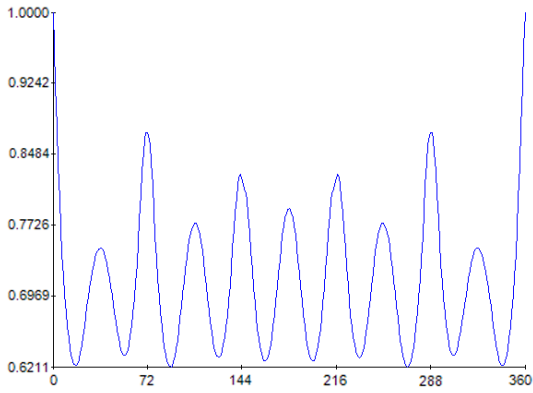
Поскольку детальный анализ конформных преобразований биообъектов выходит за рамки этой книги, рассмотрим симетрологические параметры изометрических преобразований схем цветка, изображенного на рис. 3.7А, и покажем, что приведенное выше высказывание С.В. Петухова о симметрии пятилучевого цветка с двойным околоцветником может быть дополнено количественными оценками поворотной и билатеральной псевдосимметрии. Анализировались два варианта этого изображения: цветок с двойным околоцветником (венчик+чашечка) (рис. 3.8А) и только венчик (рис. 3.8Б).



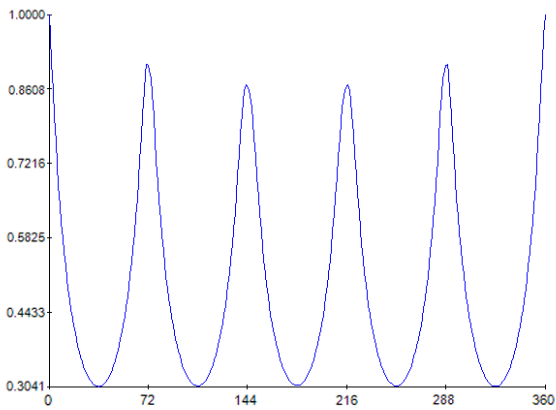
А



Б



В



Г

Рис. 3.8. Псевдосимметрия цветка из работы Петухова (1981). А – изображение цветка с двойным околоцветником (венчик+чашечка); Б – венчик цветка; В–Г – соответствующие симметрограммы: по оси ординат – степень инвариантности поворотной симметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

Сопоставление симметрограмм, приведенных на рис. 3.8В, Г, показывает наличие 5 локальных максимумов, свидетельствующих, что основной вклад в псевдосимметрию этого цветка с двойным околоцветником вносит венчик и в целом цветок может быть приближенно описан группой  $C_{5v}$ , содержащей 6 нетривиальных подгрупп (одну подгруппу  $C_5$  и пять подгрупп  $C_s$ ). При этом степень поворотной псевдосимметрии цветка с двойным околоцветником в целом (венчик+чашечка) в среднем составила  $\eta_r = 0,71$  (табл. 3.1) против изображения только венчика без чашелистиков ( $\eta_r = 0,49$ ) (рис. 3.8Г).

Таблица 3.1

**Средние симметрологические параметры модельного цветка с двойным околоцветником**

Вариант изображения	Поворотная псевдосимметрия, $\eta_r$	Билатеральная псевдосимметрия, $\eta_b$
Венчик+чашечка	0,71	0,81
Венчик	0,49	0,88

Понижение степени поворотной псевдосимметрии можно объяснить тем, что чашелистики сдвинуты по фазе относительно лепестков венчика на  $36^\circ$  и заполняют промежутки между лепестками, тем самым приближая форму цветка с двойным околоцветником к кругу, в пределе имеющему  $\eta_r = 1$ <sup>33</sup>.

Напротив, билатеральная псевдосимметрия имеет более высокое значение степени инвариантности для венчика цветка, поскольку асимметричные чашелистики понижают значение этого показателя.

В целом, оценивая инвариантность (симметричность) рассматриваемой модели цветка с двойным околоцветником, можно заключить, что она характеризуется минимальным значением симметрии среди всех ее локальных максимумов для поворотной симметрии и степеней симметрии относительно зеркальных отражений и в данном случае это значение (в среднем) соответствует  $\eta_r = 0,71$  для подгруппы  $C_5$  (т.е. циклической группы с одной поворотной осью 5-го порядка).

<sup>33</sup> Более подробно о преобразованиях симметрии, связанных с предельными группами Кюри, см. раздел 3.3.

### 3.3. ПСЕВДОСИММЕТРИЯ МОРСКИХ ЗВЕЗД

Для морских звезд типично пятилучевое строение (рис. 3.9А), но многие виды имеют шесть и больше лучей. Иногда число лучей бывает различным у особей одного вида. В некоторых случаях число лучей у звезд одного и того же вида может меняться в зависимости от района обитания, в других оно может увеличиваться по мере роста звезды. Соотношение размеров лучей и диска также бывает очень различно. Наиболее часто длина лучей в 3–5 раз превышает радиус диска. У наиболее длинноручевых звезд с очень маленьким диском и многочисленными очень тонкими и хрупкими лучами их длина может в 20–30 раз превышать радиус диска. У многих звезд лучи могут лишь немного выдаваться за края широкого диска и тело имеет форму правильного пятиугольника, в одних случаях настолько уплощенного, что звезда похожа на плоское печенье, в других – более или менее выпуклого (рис. 3.9Б, В). Известны даже звезды, внешний вид которых так изменен, что с первого взгляда их трудно признать за морских звезд. У обычной обитательницы коралловых рифов *Culcita* сильно вздутое тело напоминает по форме почти круглую подушку или булку (рис. 3.9Г). Однако такая форма тела развилась вторично и характерна только для взрослых особей, а совсем молодые кульциты выглядят как обычные молодые звездочки. Размеры морских звезд очень различны. У самых мелких видов диаметр, вернее, наибольшее расстояние между концами противоположно направленных лучей, не превышает 1–1,5 см, тогда как у наиболее крупных особей некоторых видов оно может достигать 50–80 см.

Для характеристики формы тела морских звезд обычно используют показатель соотношения длины радиуса первого порядка (*perradius*,  $R$ ), т.е. расстояния от центра диска до конца одного из лучей, и интеррадиуса (*interradius*,  $r$ ), т.е. радиуса второго порядка – расстояния от центра диска до его края в промежутке между лучами ( $R/r$ ) (рис. 3.10). Радиусу первого порядка соответствует участок тела, именуемый парамерой и разделяемый перрадиусом на две антимеры. Следовательно, соседние парамеры отделяются одна от другой интеррадиусом. Антимеры (от *анти...* и греческого *meros* – часть, доля) – одинаковые или сходные по строению отделы тела животного организма, на которые оно может быть разделено плоскостями симметрии. Например, правая и левая половины тела червей, членистоногих, моллюсков, позвоночных и других билатерально-симметричных животных; лучи морских звезд, офиур и других радиально-симметричных животных.

В качестве примера проведем теоретико-групповой анализ изображения морской звезды *Ctenodiscus procurator* (рис. 3.10А). На графике (рис. 3.10Б) хорошо видны 5 локальных максимумов при углах поворота  $\sim 72^\circ, 144^\circ \dots 360^\circ (0^\circ)$ , указывающих на существование оси симметрии 5-го порядка, что дает основание провести 5 плоскостей отражения ( $m_1 \dots m_5$ ) через лучи звезды. Количественная оценка

степени псевдосимметрии<sup>34</sup> этой звезды показывает, что среднее значение поворотной псевдосимметрии составляет  $\eta_r=0,57$ . В свою очередь, среднее значение симметрии зеркального отражения  $\eta_b=0,83$ . Таким образом, анализ симметрограммы морской звезды *Stenodiscus procurator* свидетельствует, что ее псевдосимметрия приблизительно описывается группой  $C_{5v}$ , содержащей 6 нетривиальных подгрупп: одну подгруппу  $C_5$  и пять подгрупп  $C_s$ .



А



Б



В



Г

Рис. 3.9. Морские звезды с различной формой тела: А – *Formia monilis*, Б – *Pentagaster pulchellus*, В – *Culcita sp.*, Г – *Culcita novaeguneae*

<sup>34</sup> Оценки проведены с помощью программ BioPsLeaf и BioPsFlower (приложение 1).

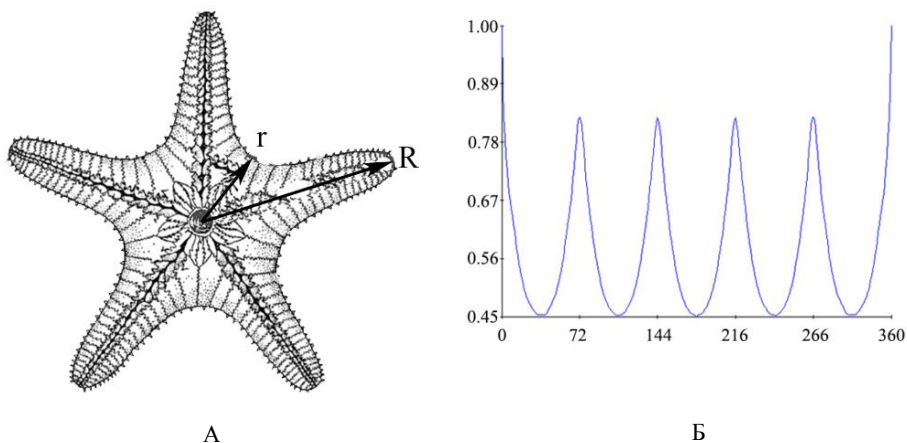
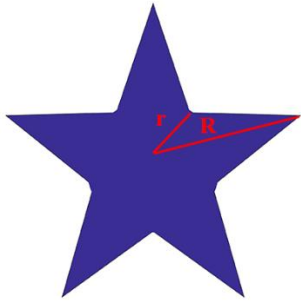


Рис. 3.10. Морская звезда *Ctenodiscus procurator*: А – вид с оральной стороны (по Беклемишеву, 1964), короткой и длинной стрелками обозначены, соответственно, интеррадиус ( $r$ ) и перрадиус ( $R$ ); Б – симметрограмма. По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

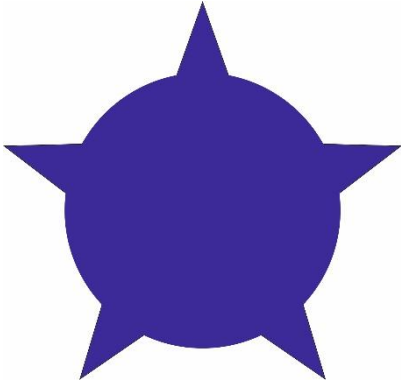
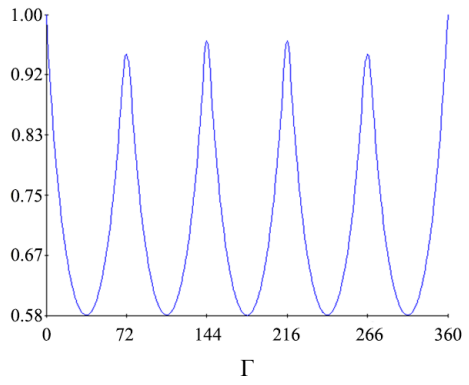
Для того чтобы показать, как изменяется форма и псевдосимметрия морской звезды при изменении отношения  $R/r$ , приведем результаты модельного эксперимента, показанные на рис. 3.11. Хорошо видно, что с увеличением интеррадиуса  $r$  и, соответственно, уменьшением отношения  $R/r$  не только закономерно изменяется форма морской звезды (рис. 3.11А, Б, В), но и возрастает величина поворотной псевдосимметрии (рис. 3.12). Кроме того, на симметрограммах (рис. 3.11Г, Д, Е) можно видеть, что с увеличением интеррадиуса уменьшается амплитуда локальных максимумов, а форма модельной морской звезды стремится к кругу. Отталкиваясь от круга как геометрической фигуры, произведем мысленную реконструкцию<sup>35</sup> трехмерного изображения модельной звезды, воспользовавшись известным положением, что секущая плоскость, проходящая через центр шара, называется *большим кругом*, а шар, в свою очередь, получается вращением круга вокруг какого-нибудь диаметра. Путем такой реконструкции можно получить модель кульциты, которая во взрослом состоянии становится почти полностью шарообразной только с небольшими намеками на лучи.

В этом случае симметрия модельной морской звезды может приближенно характеризоваться предельной группой Кюри  $\infty/\infty m$ , которая описывает симметрию обыкновенного шара, содержащего бесконечное число осей бесконечного порядка и плоскостей симметрии  $m$ , пересекающихся в центре шара, совпадающем с центром симметрии. Такая симметрия отвечает скалярным воздействиям типа гидростатического сжатия (что соответствует реальным абиотическим условиям существования морских звезд) и однородного нагрева.

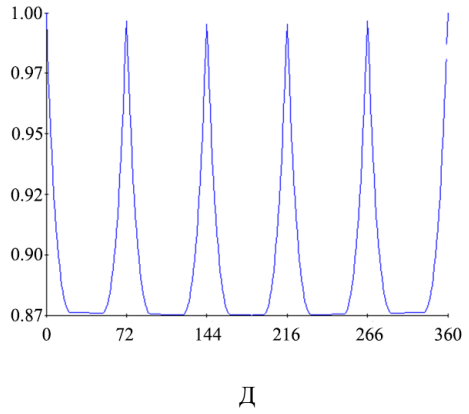
<sup>35</sup>Реконструкция — восстановление, возрождение, реставрация; перестройка, переделка, реорганизация, преобразование, переустройство, реформа, изменение, воссоздание, пересоздание.



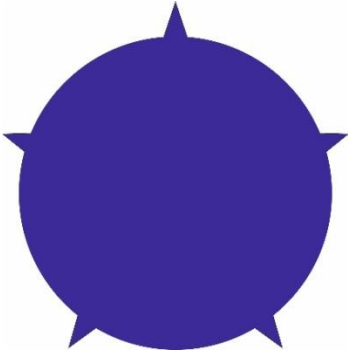
А



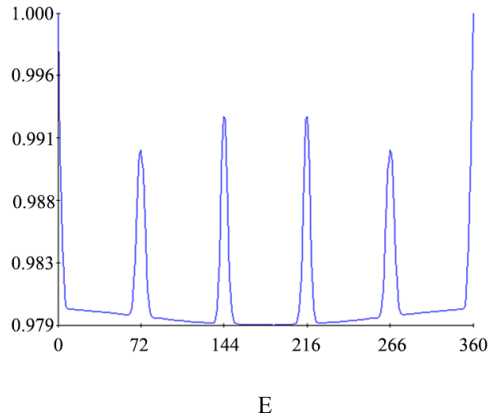
Б



Д



В



Е

Рис. 3.11. Форма модельных звезд и соответствующие симметрограммы при разных соотношениях перрадиуса и интеррадиуса ( $R/r$ ). На Г, Д, Е по оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_p$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

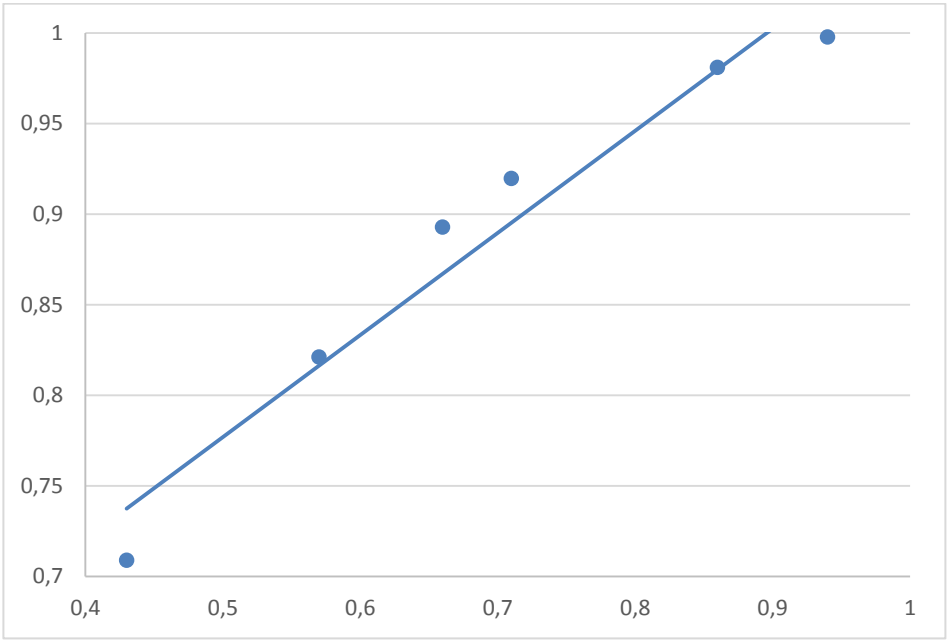


Рис. 3.12. Зависимость степени поворотной псевдосимметрии пятилучевой звезды  $\eta_r$  (по оси ординат, отн. ед.) от соотношения перирадиуса и интеррадиуса  $R/r$  (по оси абсцисс, отн. ед.)

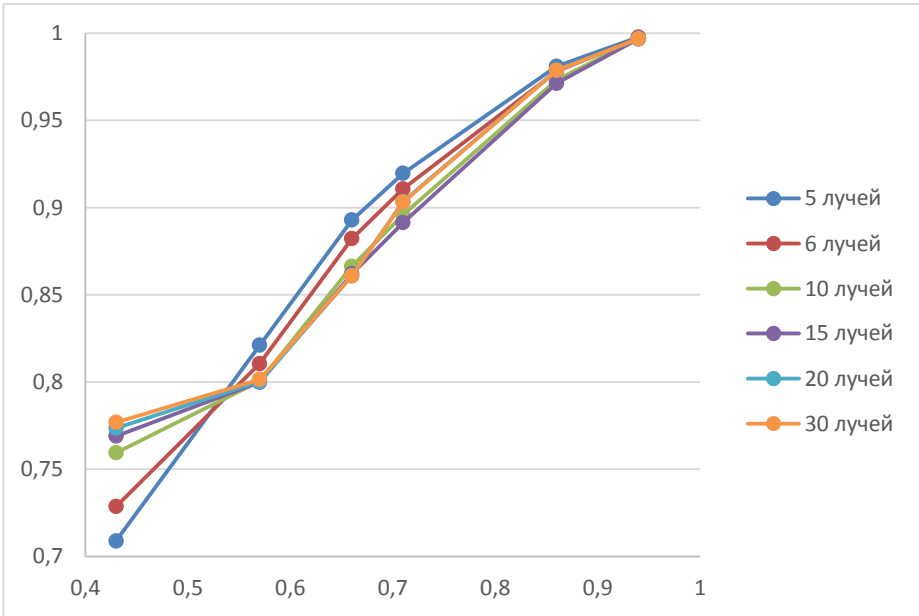


Рис. 3.13. Зависимость степени поворотной псевдосимметрии модельных морских звезд  $\eta_r$  (по оси ординат, отн. ед.) с разным числом лучей от соотношения перирадиуса и интеррадиуса  $R/r$  (по оси абсцисс, отн. ед.)



Заметим, что число лучей у морской звезды не оказывает влияния на характер зависимости величины поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  от отношения  $R/r$  (рис. 3.13). Во всех проанализированных случаях для модельных морских звезд с числом лучей от 5 до 30 при равенстве интеррадиуса и перрадиуса ( $r = R$ ) поворотная псевдосимметрия модельной морской звезды  $\eta_r=1$  и, следовательно, отвечает предельной группе Кюри  $\infty/\infty m$ .

Природа создала в своем лоне неисчерпаемое богатство великолепных образов, которые своей красотой и многообразием намного превосходят все созданные человеком художественные формы.

*Э. Геккель*

### 3.4. «КРАСОТА ФОРМ В ПРИРОДЕ» Э. ГЕККЕЛЯ НА ЯЗЫКЕ ТЕОРИИ ГРУПП

**И**звестнейший немецкий биолог и философ Э. Геккель, неоднократно упоминавшийся в этой книге, в 1904 году создал удивительную книгу под названием «Kunstformen der Natur» («Красота форм в природе»). Многие организмы, включенные в эту книгу, были впервые описаны самим Э. Геккелем, нарисовавшим огромное количество эскизов и акварельных зарисовок, по которым было изготовлено свыше тысячи гравюр, лучшие из которых затем с участием постоянного спутника Э. Геккеля по экспедициям художника А. Гильча перевели в печатную форму, создав литографии. Кстати, известный отечественный этнограф Н.Н. Миклухо-Маклай\* в период обучения в Иенском университете, будучи учеником Э. Геккеля, готовил для его лекций наглядные пособия и препараты, изготавливал для него таблицы и рисовал данные микроскопических наблюдений.

Композиционно весь материал книги построен Э. Геккелем таким образом, чтобы на каждой странице можно было визуальнo охватить максимум представителей одного таксона. В период с 1899 по 1904 год книга публиковалась комплектами по 10 оттисков. Полная версия книги, содержащая 100 оттисков, датирована



Эрнст Геккель (слева) со своим ассистентом  
Н.Н. Миклухо-Маклаем на Канарских островах. Декабрь 1866 г.

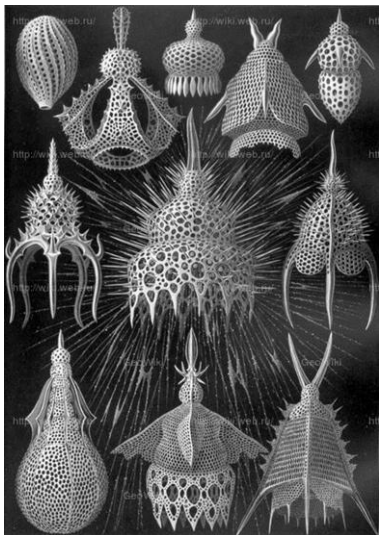


Рис. 3.14. Э. Геккель.  
Радиоларии *Cyrtosidea*



Рис. 3.15. Большой павильон главного входа  
на Всемирную выставку 1900 г. в Париже  
был сооружен по мотивам рисунков  
радиоларий Э. Геккеля

1904 годом. Книга имела большое влияние на искусство и архитектуру начала XX века (рис. 3.14; 3.15). В частности, многие представители модерна пытались воспроизвести некоторые из тех красивых форм, что были изображены Геккелем. Часто гравюры из книги Э. Геккеля сравнивают с творениями Ф. Рунге<sup>36</sup>, особенно с его аллегорической картиной «Малое утро».

«Красота форм в природе», изданная большим форматом в 1904 г., переведенная на русский язык и отредактированная видными отечественными биологами А.С. и В.А. Догелями<sup>37</sup>, сочетает в себе достоинства не только классического труда по естествознанию и уникального справочного пособия, но и увлекательного издания, предназначенного как для широкого круга любителей природы, так и для подлинных ценителей книжного искусства. Особенность этого издания заключается в наличии приложения: 56-страничного дополнительного выпуска с общим объяснением и систематическим обзором.

Э. Геккель стремился «не только познать законы строения и развития этих творений, но и проникнуть в тайну их красоты, воспроизводя их изображения карандашом и красками». Геккель за 54 года совершил большое количество экспедиций по европейским странам, а также на побережья Северной Африки и Южной Азии. Э. Геккель считал необходимым сделать достоянием широкого круга читателей изображения организмов, превосходящих, по его мнению, своей красотой и разнообразием все созданные искусством человека формы, но, к сожалению,

<sup>36</sup> Филипп Отто Рунге (нем. *Philipp Otto Runge*, 1777–1810) — немецкий художник-романтик, крупнейший представитель романтизма в немецком изобразительном искусстве.

<sup>37</sup> Александр Станиславович Догель (1852–1922) – русский гистолог и эмбриолог, член-корреспондент Петербургской АН (1894). Валентин Александрович Догель (1882–1955) – сын А.С. Догеля, ученый-зоолог, член-корреспондент АН СССР (1939). Знаменитый учебник В.А. Догеля «Зоология беспозвоночных» до настоящего времени используется студентами-биологами.



Ф. Рунге. «Малое утро»

вследствие своей малой величины, остающихся недоступными для невооруженного глаза. Э. Геккель полагал, что «...источники эстетического наслаждения и облагораживающего познания, повсюду рассеянные в природе, должны все более открываться и делаться общим достоянием». При этом автор следовал принципу верной и точной передачи форм, поэтому все изображенные в книге «художественные формы» действительно являются настоящими природными формами. Именно это обстоятельство побудило нас использовать иллюстрации из книги Э. Геккеля для количественной оценки псевдосимметрии изображенных организмов. Надо сказать, что мы были не первыми в этом стремлении.

Н.Н. Мордухай-Болтовской, автор «Геометрии радиолярий», упоминает Э. Геккеля как своего предшественника<sup>38</sup>: «Приступая к геометрическим исследованиям форм организмов, я должен отметить, что геометрическая точка зрения здесь не является совершенно новой. Геккель в своей «Протоморфологии» классифицирует органические формы, как кристаллы, на основании элементов симметрии. Для основной своей темы – геометрия радиолярий – я преимущественно использовал капитальный труд Геккеля (Report of the Scient. Results of the voyage of Challenger, XIII том). Это необыкновенно роскошное издание с изображением огромного числа видов радиолярий и с подробным их описанием. Я имел терпение снять на кальку более сотни снимков и переписать в тетрадь текст. За этим трудом следует знаменитая работа Геккеля «Die Radiolarien. Berlin. 1862», которая, конечно уже ввиду ее устарелости дает меньше материала. Были и здесь

<sup>38</sup> Цит. по фрагменту вступительной статьи Е.А. Каца к репринтному изданию книги Д.Д. Мордухай-Болтовского «Геометрия радиолярий» (2012).

скалькированы рисунки, но они представляли большей частью лишь повторение того, что я нашел в первой книге. Упомяну Аcantarien Поповского и монографию Шевякова, давшие тоже снимки и выписки из текста. Наконец, работы Hertwig-a, Muller-a, Brandt-a. Удалось мне также изучить и интересную для геометра «Протоморфологию» Геккеля. Из учебников по зоологии, мной просмотренных, укажу на книгу «Delage et Nerouerd. Traité de Zoologie concrète t. I. 1896», где очень подробно говорится о радиолариях. Что касается до работ, относящихся к многогранникам, то удалось познакомиться с классическим мемуаром Gordan, «Морфологией полиэдра» Eberhardt, а также со статьями Möbius в полном собрании его трудов. Проблемы о максимумах и минимумах, относящихся к многогранникам, столь важные в предпринятой биологико-геометрической работе, я изучал ... в работах Штейнера, Линделефа и других. По кристаллографии... я ... ознакомился с «Кристаллографией» Шенфлиса, где применяется теория групп, и учебником Soret и Aroth».

Рассмотрим псевдосимметрию некоторых организмов, приведенных в книге Э. Геккеля, и дадим количественную оценку их псевдосимметрии с помощью программы BioPs (приложение 1). Напомним, что здесь и далее:  $\eta_r$  – значение инвариантности поворотной псевдосимметрии;  $\eta_b$  – значение инвариантности билатеральной псевдосимметрии.

### Отдел Charophita

Представители: *Staurastrum furcatum*, *S. aculeatum*, *S. paradoxum*

Класс Conjugatophyceae

Порядок Desmidiaceae

Сем. Desmidiaceae

Конъюгаты, или Сцеплянки, или Зигнемофициевые (Conjugatophyceae, или Zygnematorphyceae) – класс водорослей типа Charophita (Харофиты), обладающие коккоидным или нитчатым талломом. Клетки симметричные и могут быть приближенно описаны группой  $C_{nv}$  (рис. 3.16–3.18).

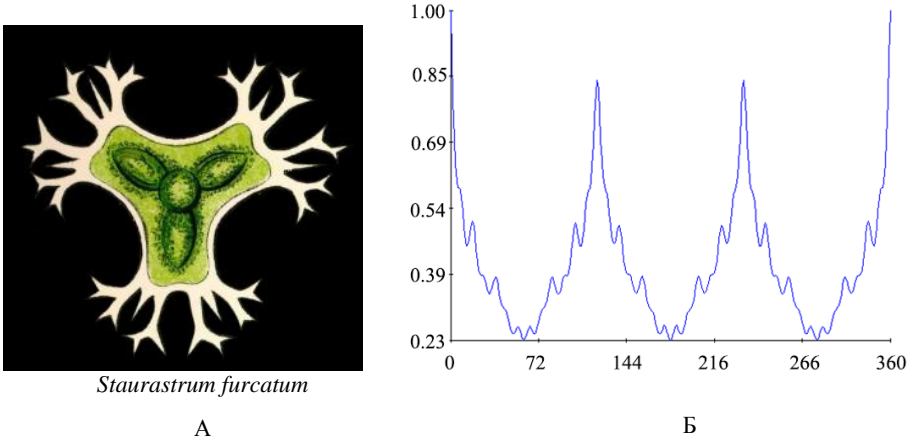
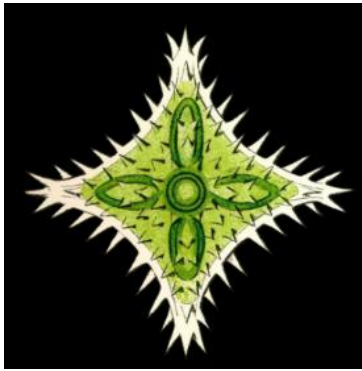


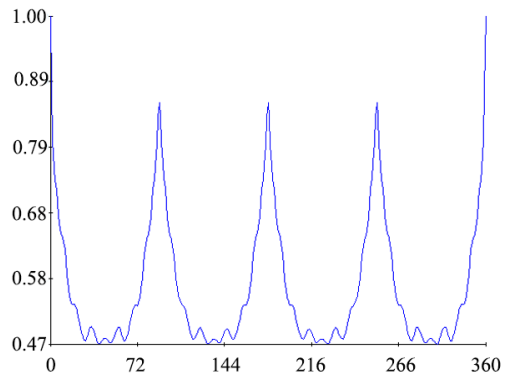
Рис. 3.16. Симметрологические характеристики водорослей *Staurastrum furcatum*:

А – внешний вид, Б – симметрограмма; группа симметрии  $C_{3v}$ ;  $\eta_r = 0,41$ ,  $\eta_b = 0,78$ . По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота



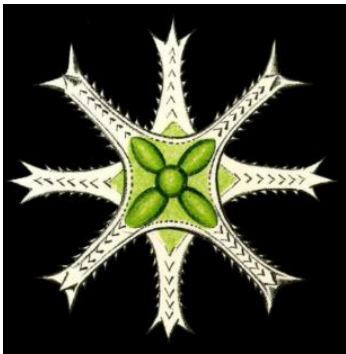
*Staurastrum aculeatum*

А



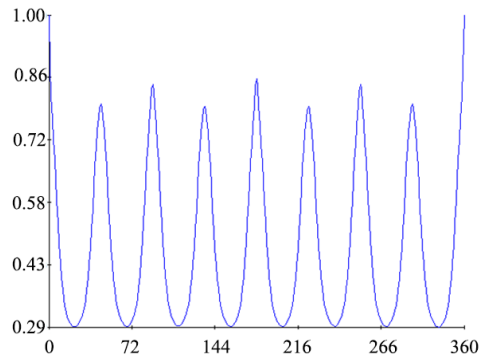
Б

Рис. 3.17. Симметрологические характеристики водорослей *Staurastrum aculeatum*: А – внешний вид, Б – симметрограмма; группа симметрии  $C_{4v}$ ;  $\eta_r = 0,57$ ,  $\eta_b = 0,86$ . По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота



*Staurastrum paradoxum*

А



Б

Рис. 3.18. Симметрологические характеристики водорослей *Staurastrum paradoxum*: А – внешний вид, Б – симметрограмма; группа симметрии  $C_{4v}$ ;  $\eta_r = 0,48$ ,  $\eta_b = 0,83$ . По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

Хорошо видно, что даже в пределах одного рода *Staurastrum* у разных видов наблюдается довольно высокое значение билатеральной псевдосимметрии, тогда как поворотная псевдосимметрия различается в зависимости от числа выростов. Группы симметрии для приведенных на рис. 3.16 – 3.18 представителей типа *Charophyta* приближенно могут быть описаны следующими групповыми множествами

*Staurastrum furcatum*

$$C_{3v} = \{e, 3^1, 3^2, m_1, m_2, m_3\};$$

*Staurastrum aculeatum*

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

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

Напомним, что здесь  $e$  – тождественный (единичный) элемент группы;  $n^p$  ( $p=1, 2, 3 \dots n$ ) – обозначения операций поворотов вокруг оси  $n$ -го порядка;  $m$  – плоскости симметрии.

Для *Staurastrum paradoxum* следует подчеркнуть, что несмотря на количество пиков симметрограммы, равное 8, во внимание следует принимать пики локальных максимумов, а таковых 4, соответствующие углам поворота на  $90^\circ$ ,  $180^\circ$ ,  $270^\circ$  и  $360^\circ$ . Другими словами, относительно оси 8-го порядка псевдосимметрия имеется, но относительно оси 4-го порядка она выше, поэтому этот объект также приближенно описывается группой  $C_{4v}$ .

### Отдел Bacillariophyta

Представитель: *Navicula lyra* Ehrenberg, 1841  
 Класс Bacillariophyceae  
 Порядок Naviculales  
 Сем. Naviculaceae Kutz

Представитель: *Triceratium mirificum*  
 Класс Bacillariophyceae  
 Порядок Triceratiales Round et Crawford  
 Сем. Triceratiaceae Schutt

Представитель: *Aulacodiscus grevilleanus*  
 Класс Bacillariophyceae  
 Порядок Coscinodiscales  
 Сем. Actinodiscaceae

Диатомовые водоросли, или диатомеи, – группа одноклеточных и колониальных водорослей, отличающаяся наличием у клеток своеобразного «панциря», состоящего из диоксида кремния. Эта группа водорослей имеет несколько названий: диатомовые (Diatomeae), кремнеземные (Kieselalgaе) и бациллариевые (Bacillariophyta). Первое название они получили благодаря размножению путем деления панциря на две половинки (от гр. deatomeae – разделение пополам), второе связано с наличием у клетки кремнеземной оболочки, а третье дано по названию первого научно описанного рода в 1788 г. – бациллария (палочковидный). В русской литературе утвердилось название «диатомовые водоросли», а современным научным латинским названием отдела является Bacillariophyta. В настоящее время нет устоявшейся системы диатомовых. В большинстве работ, которые касаются изучения флор диатомей, систематики и классификации, класс диатомей рассматривается в ранге отдела Bacillariophyta. Диатомеи всегда одноклеточны, но встречаются колониальные формы; обычно это планктонные или перифитонные организмы, морские и пресноводные. Являясь важнейшей составляющей морского планктона, диатомовые создают до четверти всего органического вещества планеты. Большая часть диатомовых имеет размеры от 10 до 100 мкм. Систематика современных диатомей основывается на строении клеточной оболочки и кремнистого панциря, вырабатываемого клеткой в процессе ее жизнедеятельности. В ходе эволюции диатомей происходило прогрессивное развитие строения панциря.

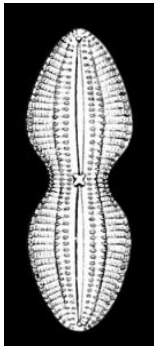
Панцирь диатомовых водорослей представляет собой наружную кремнеземную оболочку клетки и состоит из двух створок и пояска, составляющих две половины панциря, которые наподобие коробки с крышкой надвигаются одна на другую. Известны роды, у которых поясок отсутствует или образуется только в период деления клетки, в таком случае обе створки панциря плотно смыкаются друг с другом непосредственно краями загиба створок. Одна половина панциря (находящая на другую), полученная от материнской клетки, называется эпитекой, другая, меньшая (заходящая под эпитеку), образованная после цитокинеза, – гипотекой. Эпитека и гипотека состоят из двух частей: створки и поясковой ободка. Створка, принадлежащая эпитеке, называется эпивальной, створка, принадлежащая гипотеке, – гиповальной. Панцирь имеет почти правильную геометрическую форму: шаровидную, линзовидную, дисковидную, цилиндрическую, призматическую, палочковидную, клиновидную, седловидную и пр. У центрических диатомей с круглыми створками множество осей, являющихся диаметром створки. У пеннатных диатомей различают три плоскости симметрии: продольную (апикальную), поперечную (трансапикальную) и створковую (вальварную), которым соответствуют три основные взаимно перпендикулярные оси симметрии: продольная, поперечная и центральная (первальварная). Центральная ось перпендикулярна к поверхности обеих створок панциря и проходит через центры. Исключение составляет асимметричный панцирь рода *Rhoicosphenia*, который не имеет ни одной плоскости симметрии, так как его гетеропольный панцирь изогнут по всем трем плоскостям симметрии. Панцири бывают изопольными, гетеропольными и дорзовентральными. У гетеропольного панциря широкий конец называется головным, узкий – базальным, а симметричен он по продольной и створковой осям (род *Gomphonema*). Дорзовентральный панцирь изогнут по продольной оси, поэтому имеет поперечную и створковую оси симметрии, и несимметричен по продольной оси (роды *Amphora*, *Symbella*). Выпуклая часть такого панциря и створки называется спинной, а вогнутая или плоская – брюшной. Наличие пор, пронизывающих панцирь, обеспечивает обмен веществ между окружающей средой и протопластом клетки, уменьшает вес панциря, способствует передвижению и парению планктонных форм в воде.

Нави́кула (лат. *Navicula* – лодочка) – род одноклеточных водорослей из отдела диатомовых (*Bacillariophyta*), один из самых больших в отделе – насчитывает около тысячи видов. Они встречаются в составе планктона в виде отдельных клеток или соединенными в ленты. Клетки могут выделять слизь, которая позволяет им скользить по субстрату.

Представители сем. *Triceratiaceae* имеют колониальные формы. Панцирь призматический, с поясковыми ободками, 3-многоугольными, редко эллиптическими створками, с выпуклостями на углах, заканчивающихся глазками. Структура створок, выпуклостей и поясковых ободков неодинакова. На лицевой части створок локальные шестиугольные ареолы с внутренним велумом, сплошным или прерывистым, и наружным фораменом, в более или менее прямых рядах, параллельных краям створки или расположенных под небольшим углом к ним. Иногда по краю створки ряд двугубых выростов с хорошо развитой наружной частью в виде трубок или двугубые выросты по одному в углах створки. Виды морские, вымершие и современные.

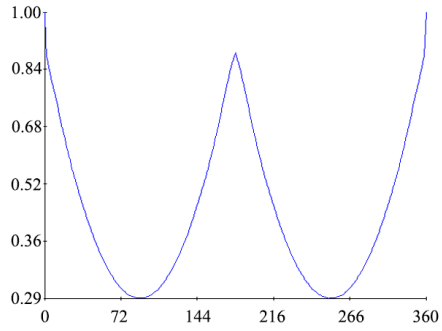
У представителей порядка *Coscinodiscales* клетки одиночные или соединены в нитевидные и цепочковидные колонии. Панцирь линзовидный, эллипсоидный, шаровидный и цилиндрический. Створки в очертании круглые. Структура стенки створок представлена ареолами и ребрами, имеются также различного рода выросты.





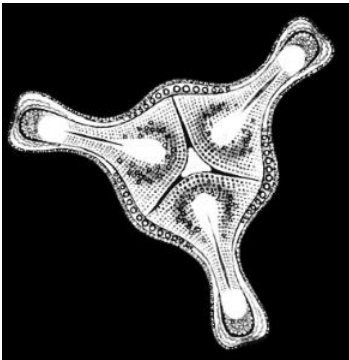
*Navicula lyra*

А



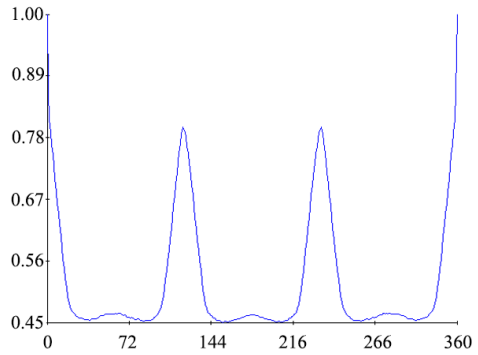
Группа симметрии  $C_{2v}$ ,  $\eta_r = 0,44$   $\eta_b = 0,90$

Б



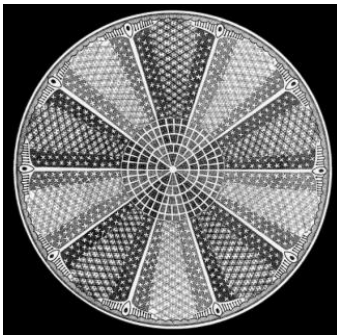
*Triceratium mirificum*

В



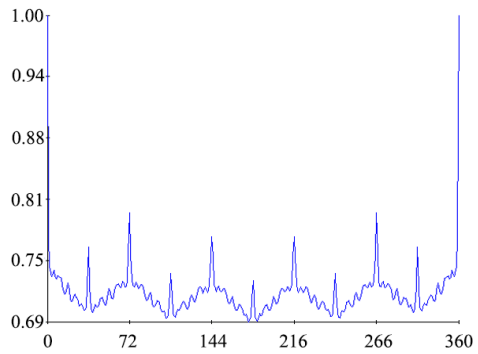
Группа симметрии  $C_{3v}$ ,  $\eta_r = 0,52$   $\eta_b = 0,86$

Г



*Aulacodiscus grevilleanus*

Д



Группа симметрии  $C_{5v}$ ,  $\eta_r = 0,72$   $\eta_b = 0,73$

Е

Рис. 3.19. Симметрологические характеристики диатомовых водорослей:

А, В, Д – внешний вид; Б, Г, Е – симметрограммы. По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

По типу симметрии клетка диатомовой водоросли, если рассматривать ее со створки, может быть: радиальной (актиноморфной, такой тип симметрии характерен для центральных диатомей) либо билатеральной (зигоморфной, такой тип симметрии характерен для пеннатных диатомей). На симметрограмме *Navicula lyra* (рис. 3.19Б) имеется два отчетливых локальных максимума при углах поворота на  $0^\circ$  ( $360^\circ$ ) и  $180^\circ$ , что говорит об оси симметрии 2-го порядка. При этом средняя амплитуда локального максимума при повороте на  $180^\circ$  меньше единицы и составляет  $\eta_r=0,44$ , что указывает на гетеропольность панциря и дает основание, в данном случае, провести плоскость отражения ( $m_1$ ), перпендикулярную плоскости продольного изображения клетки. Напомним, что группы, имеющие одну вертикальную плоскость, обозначаются  $C_{1v}$ , при этом  $C_{1v}=C_s$ . Таким образом, пеннатная водоросль *Navicula lyra* обладает билатеральной псевдосимметрией, инвариантность которой равна  $\eta_b = 0,90$ .

Симметрограммы этих водорослей, представленные на рис. 3.19, позволяют дать их приближенное теоретико-групповое описание от группы  $C_s$  у *Navicula lyra*, фактически отвечающей билатерально-симметричным организмам, через гоноидный тип симметрии у *Triceratium mirificum* (группа  $C_{3v}$ ), до группы  $C_{5v}$  у радиальной *Aulacodiscus grevilleanus*. Кстати, у последней, как и у *Staurastrum paradoxum*, следует принимать во внимание только локальные максимумы.

### Тип Foraminifera

Представитель: *Tinoporus baculatus* (de Monfort, 1808) (= *Calcarina baculatus*, de Monfort, 1808)

Класс Globothalamea

Отр. Rotaliida

Сем. Calcarinidae

Фораминиферы (Foraminifera) — тип раковинных одноклеточных организмов из сборной группы Protista – Протисты, или Одноклеточные. Фораминиферы имеют раковину — наружный скелет. Большинство раковин известковые. Так называемые одноосные раковины присущи в основном донным (бентосным) фораминиферам, приспособленным к неподвижно лежащему или ползающему образу жизни.

Нередко раковины одноосного типа строения имеют в своем поперечном сечении эллипс или многоугольник – трех-, четырех-, пяти- и шестиугольник и т.д. Соответственно и ось симметрии таких раковин будет 2-го, 3-го, 4-го, 5-го, 6-го и т.д. порядка. Представленная на рис. 3.20 микроскопическая донная фораминифера *Tinoporus baculatus* имеет поворотную псевдосимметрию с осью 5-го порядка и приближенно описывается группой  $C_{5v}$ .

### Тип Actinopoda

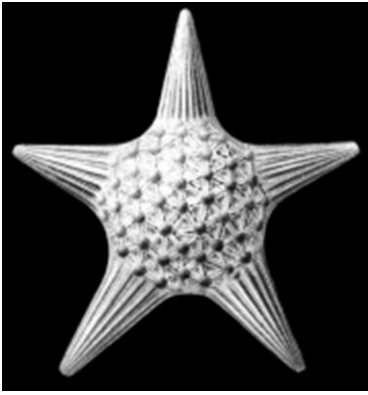
Представитель: *Pristacantha polyodon* Haeckel, 1887

Класс Acantharia (Acantharea)

Отр. Arthracanthida

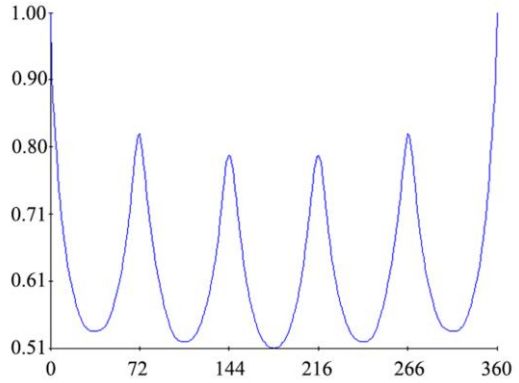
Сем. Stauracanthidae

Актиноподы (Actinopoda) – очень гетерогенная группа протистов, включающая представителей из разных супертаксонов. За исключением большинства



*Tinoporus baculatus*

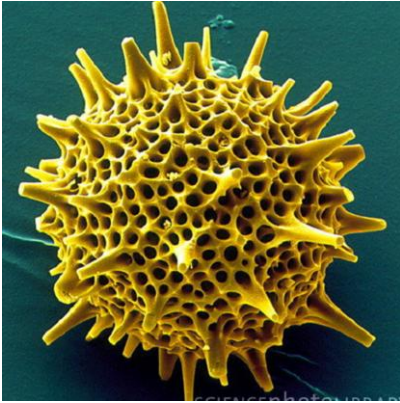
А



Б

Рис. 3.20. Симметрологические характеристики фораминиферы *Tinoporus baculatus*: А – внешний вид, Б – симметрограмма; группа симметрии  $C_{5v}$ ,  $\eta_r = 0,62$ ,  $\eta_b = 0,82$ . По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

представителей класса солнечников, актиноподы имеют минеральный внутренний скелет, что придает телу геометрически правильную форму. Пористая центральная капсула содержит ядро и внутрикапсулярную плазму. Псевдоподии радиальные, нитевидные, нередко переплетающиеся, а некоторые прямые, с осевой скелетной нитью (аксоподии). Актиноподы могут быть одно- и многоядерными. Для них характерно бесполое и половое размножение. Среди актинопод встречаются колониальные формы. Тип (по другим данным надкласс) актинопод делится на 4 класса: акантарии (*Acantharea*), полицистинеи (*Polyscytinea*), феодарии (*Phaeodarea*), солнечники (*Heliozoa*). Первые три класса ранее объединяли в класс радиолярии (*Radiolaria*). Полицистинеи и феодарии имеют большое значение в образовании осадочных пород земной коры, а также для палеонтологии (руководящие ископаемые). За исключением части солнечников живут только в морях. Солнечники – это небольшая группа пресноводных и морских актинопод с шаровидным телом. Морские виды имеют сферический скелет из кремнезема. Цитоплазма солнечников четко разделяется на зоны: экто- и эндоплазму. Псевдоподии у них неветвящиеся, с осевыми скелетными нитями (аксоподии). В эндоплазме одно или несколько ядер. Размножение у солнечников бесполое и половое. Радиолярии, или лучевики, – одноклеточные планктонные организмы, обитающие преимущественно в теплых океанических водах. Их скелет состоит из хитина и диоксида кремния или сернокислого стронция (целестина). Лучевики – сборная древняя группа, которая содержит разные по происхождению формы простейших, известная с кембрия. Согласно современным представлениям сходный морфотип радиолярий приобретался ими совершенно независимо в процессе освоения толщи воды как постоянной среды обитания. Насчитывается 7–8 тыс. видов радиолярий. Еще больше видов известно в ископаемом состоянии. Большинство радиолярий обладают радиальной симметрией, что связано с приспособлениями к парению в толще воды. В отличие от фораминифер у радиолярий скелет внутренний, выделяемый центральной цитоплазмой.



А



Б

Рис. 3.21. А – скелет радиолярии, Б – яшма

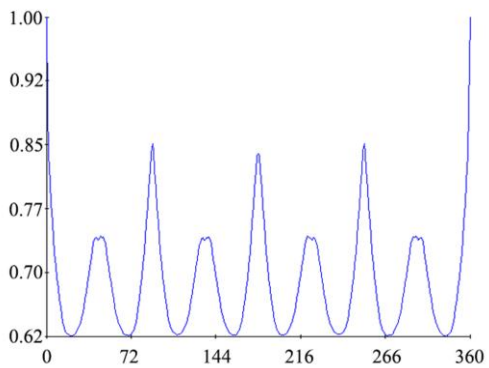
Скелет радиолярий нередко отличается большой сложностью и разнообразием (рис. 3.21А). По причудливости форм радиоляриям нет равных среди живых существ. Их скелеты могут быть похожи на короны, кубки, ажурные шары. Адаптивное значение скелета – прочность и поддержание формы тела в толще морской воды, в том числе и на больших глубинах. Отмирая, радиолярии сначала накапливаются в виде радиоляриевых илов, а затем преобразуются в осадочные хемобиогенные кремнистые породы – кремнь, опоку и радиоляриты, трепел, яшмы (3.21Б). Трепел используется для шлифовки. Яшмы представляют собой полудрагоценные камни. Ископаемые радиолярии используются в геологии для определения возраста осадочных пород.

Псевдосимметрия радиолярии *Pristacantha polyodon*, представленной на рис. 3.22 и имеющей поворотную ось 4-го порядка, может быть приблизительно



*Pristacantha polyodon*

А

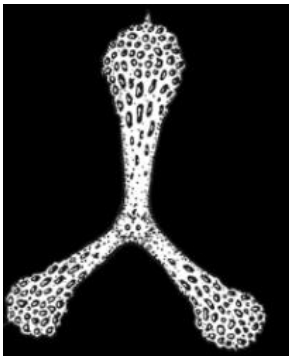


Б

Рис. 3.22. Симметрологические характеристики радиолярии *Pristacantha polyodon*. А – внешний вид, Б – симметрограмма; группа симметрии  $C_{4v}$ ,  $\eta_r = 0,68$ ,  $\eta_b = 0,85$ . По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

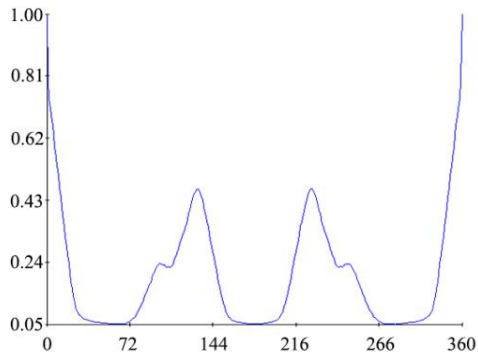
описана группой  $C_4$ . Эффективность применения количественных методов оценки псевдосимметрии можно продемонстрировать на примере радиолярий отряда Radiiformata, который представлен ставраксонными и радиально-лучевыми формами, отличающимися развитием скелета лопастевидной формы с тремя и более расходящимися лучами (часто с полыми образованиями), с губчатой, пористой или пластинчатой стенкой внешней оболочки (Афанасьева, Амон, 2014). Эти авторы указывают, что радиоляриям в целом присущ основной эволюционный тренд прогрессивного развития с усложнением структур скелета во времени, однако ставраксонии в отдельных филах демонстрируют регрессивное развитие, чем-то напоминающее катаморфоз, который проявляется, в частности, в сокращении числа лучей-лопастей от 7 (представители рода Polyfistula) до 3 (Defladrella, верхняя пермь, Япония).

Афанасьева и Амон (2014) полагают, что это не есть истинный катаморфоз в том смысле, который в него обычно вкладывается в эволюционной биологии, т.е. регрессивные преобразования организмов при переходе их к более простым условиям существования, лежащие в основе регрессивной эволюции – катагенеза (по И.И. Шмальгаузену). В случае ставраксоний верхней перми Японии имеет место не деспециализация, а, наоборот, приспособление к каким-то особым условиям существования, возможно – к активной вулканической деятельности, свойственной региону (подушечные лавы), частым подвижкам блоков земной коры (олистоостромы и олистолиты, конгломераты) и, соответственно, к очень активной гидродинамике (волнение, течения, включая турбидные потоки). В таких условиях большое количество лучей-лопастей в скелете может стать не только избыточным, но и опасным.



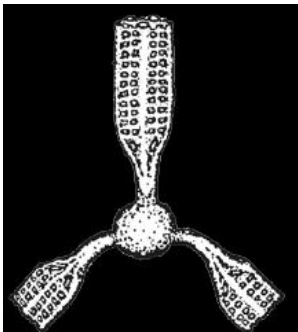
Ishigaum

А



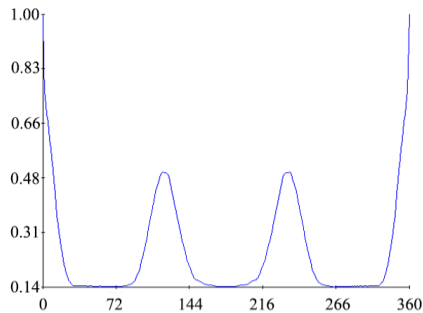
$$\eta_r = 0,20, \eta_b = 0,52$$

Б



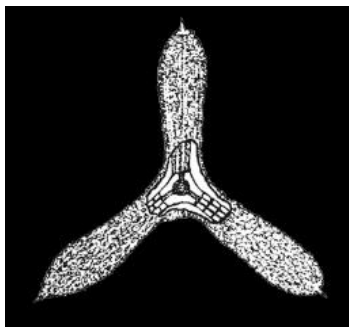
Pseudotormentus

Б



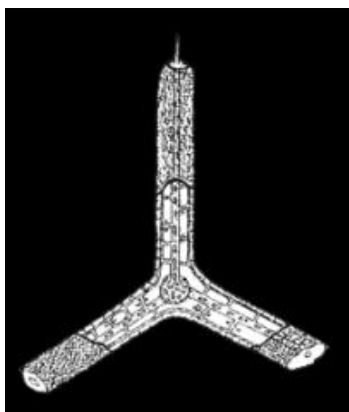
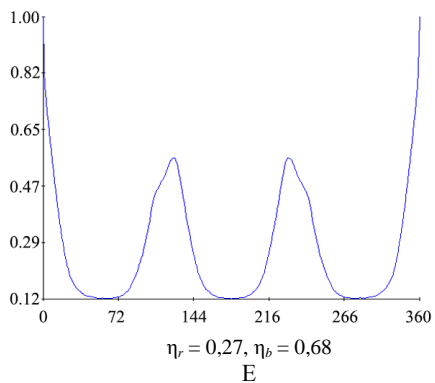
$$\eta_r = 0,25, \eta_b = 0,68$$

Г



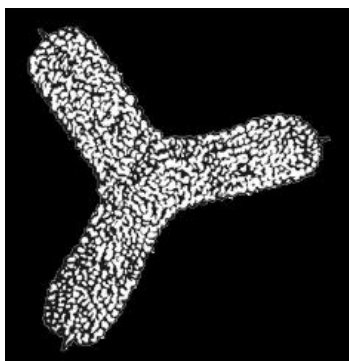
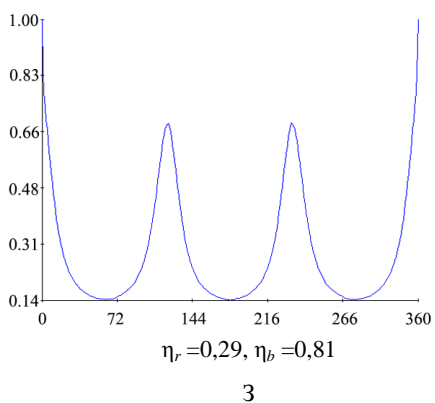
Latentibifistula

Д



Triactofenestrella

Ж



Latentifistula

И

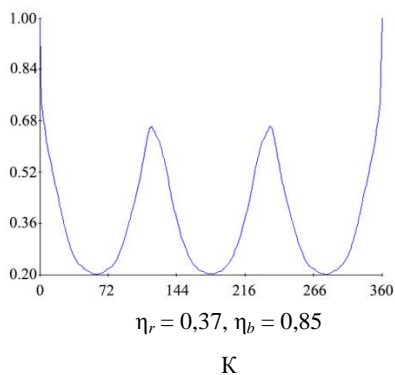


Рис. 3.23. Симметрологические характеристики скелета радиоларий отряда Radiiformata (Afanasieva et Amon, 2005). Изображения ставраксонных радиоларий заимствованы из обсуждаемой работы Афанасьевой и Амон (2014). На графиках по оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

Афанасьева, Амон (2014, с. 46) подчеркивают, что при уменьшении (редукции) числа лучей общая симметричность скелета возрастает, и относят это ставраксонариям с тремя лопастями, которые, по мнению авторов, «...могут быть названы вполне симметричными: *Ishigaum*, *Latentifistula*, *Pseudotormentus*, *Latentibifistula*, *Triactofenestrella*. Представители этих родов отличаются развитием радиально-лучевых форм с одной (тремя! – *Авт.*) неопределенной плоскостью симметрии, относительно которой две половины объекта зеркально симметричны. Но даже в этом случае, как, впрочем, и у истинно билатерально-симметричных животных (венец эволюции по В.Н. Беклемишеву), зеркальная симметрия проявляется не в абсолютной аутентичности левой и правой половинок тела, а лишь в схожести или сравнительно полной идентичности».

Афанасьева и Амон (2014) делают вывод, что у радиолярий модельного таксона – отр. *Radiiformata* – господствует не классическая симметрия кристаллов, а асимметрия, выражающаяся (по терминологии авторов) в «смешанной симметрии». Между тем рассматриваемую симметрию, а правильнее – псевдосимметрию, радиолярий можно описать на языке теории групп, не противореча «классической симметрии». В цитируемой статье не приводится никаких количественных оценок, которые, тем не менее, можно получить, применив предложенный нами подход.

Так, на графиках симметрограмм (рис. 3.23) хорошо видны три локальных максимума при средних значениях угла поворота  $121^\circ$ ,  $236^\circ$  и  $360^\circ$  ( $0^\circ$ ), что говорит об оси симметрии 3-го порядка и дает основание провести три (!) плоскости отражения ( $m_1, m_2, m_3$ ) через лопасти. Следовательно, рассматриваемые ставраксонные радиолярии обладают поворотной симметрией с осью 3-го порядка, а также параллельными ей плоскостями симметрии и могут быть приближенно описаны *точечной группой*  $C_{3v}$ , содержащей четыре нетривиальные подгруппы: одну подгруппу  $C_3$  и три подгруппы  $C_s$ . Такие ставраксонарии инвариантны относительно 6 операций симметрии, в число которых входит и тождественная операция поворота на угол  $360^\circ(0^\circ)$ , а группа  $C_{3v}$  характеризуется групповым множеством, состоящим из 6 элементов:

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

Степень поворотной псевдосимметрии возрастает в ряду:

$$Ishigaum < Pseudotormentus < Latentifistula < Triactofenestrella < Latentifistula \\ 0,20 < 0,25 < 0,27 < 0,29 < 0,37.$$

Этот факт может быть обусловлен деталями тонкого строения лопастей, форма которых у *Latentifistula* наиболее симметрична, что находит свое подтверждение в количественной оценке билатеральной (зеркальной) симметрии этих ставраксонарий –  $\eta_b = 0,85$  (рис. 3.23К).

Количественная оценка степени симметрии изученных радиолярий показывает, что минимальное значение поворотной симметрии среди значений ее локальных максимумов составляет в среднем 0,28. В свою очередь, минимальное значение симметрии зеркального отражения в среднем имеет значение 0,71. Инвариантность (псевдосимметричность) этих радиолярий в целом может характеризоваться одним числом – минимальным значением симметрии среди всех ее локальных максимумов для поворотной симметрии и степеней симметрии для зеркальных отражений. В данном случае это значение соответствует среднему значению для подгруппы  $C_3$  (т.е. циклической группы с одной поворотной осью 3-го порядка). Заметим, что значения симметрии и асимметрии дополняют друг друга до единицы. Таким образом, легко оценить средние значения степени асимметрии в подгруппах  $C_3$  и  $C_s$ , которые составят для зеркального отражения ( $1-0,71=0,29$ ), а для поворотной симметрии – ( $1-0,28 = 0,72$ ).

## Тип Cnidaria

Представитель: *Linantha lunulata* Haeckel, 1880 (nom. dubium)

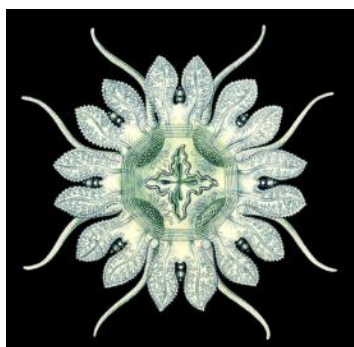
Класс Scyphozoa

Отр. Coronata

Сем. Linuchidae

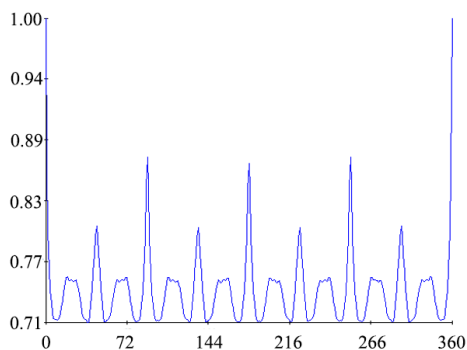
Стрекающие, или книдарии (Cnidaria), – тип настоящих многоклеточных животных (Eumetazoa). Исключительно водные обитатели, хотя многие виды могут находиться на суше во время отлива, на это время втягивая щупальца и сжимаясь, тем самым сокращая площадь поверхности и снижая потери воды с испарением.

Уникальная черта этого типа животных — наличие стрекательных клеток, которые они используют для охоты и защиты от хищников (их нет только у двух видов из озера Медуз). Описано около 11 тысяч видов стрекающих. Жизненный цикл имеет две стадии: плавающую форму медузы и сидячую полипов, обе они имеют радиальную симметрию тела и рот, окруженный щупальцами, несущими книдоциты. Анализ симметрограммы показывает, что кроме радиальной (поворотной) симметрии книдарии характеризуются зеркальной симметрией. Так, сцифоидная медуза *Linantha lunulata*, судя по числу локальных максимумов на симметрограмме, имеет поворотную ось симметрии 4-го порядка и 4 плоскости симметрии (рис. 3.24), приблизительно описывающиеся группой  $C_{4v}$ .



*Linantha lunulata*

А



Б

Рис. 3.24. Симметрологические характеристики медузы *Linantha lunulata*:

А – внешний вид, Б – симметрограмма; группа симметрии  $C_{4v}$ ,  $\eta_r = 0,74$ ,  $\eta_b = 0,86$ . По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

## Тип Stenophora

Представитель: *Haeckelia rubra* (Kölliker, 1853)

Класс Tentaculata

Отр. Cidippida

Сем. Haeckeliidae

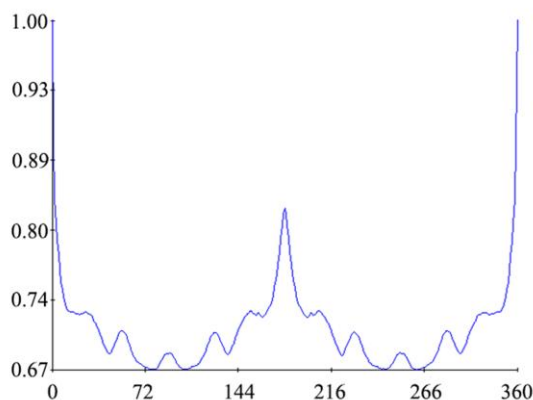
Гребневика (Stenophora) – широко распространенный тип морских животных. Отличительная особенность гребневиков – «гребни» из ресничек, используемые при плавании. Основные элементы симметрии – уплощенная глотка, каналы га-





*Haeckelia rubra*

А



Б

Рис. 3.25. Симметрологические характеристики гребневика *Haeckelia rubra*:

А – внешний вид, Б – симметрограмма; группа симметрии  $C_{2v}$ ,  $\eta_r = 0,71$ ,  $\eta_b = 0,81$ . По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

стральной системы (а у щупальцевых гребневиков и щупальца), расположенные в плоскости, перпендикулярной плоскости глотки, четыре ресничных бороздки, расходящихся от аборального (противоположного ротовому отверстию) полюса, дихотомически ветвящиеся и переходящие в восемь меридиональных рядов гребных пластинок.

Гребневики обладают двулучевой радиальной симметрией, по сути приближающейся к билатеральной. Отсутствие различий между антимерами не дает возможности выделить брюшную и спинную стороны, поэтому симметрия остается радиальной, а не билатеральной, несмотря на то, что лучей всего два. Анализ симметрограммы показывает, что симметрия *Haeckelia rubra* приближенно может быть описана группой  $C_{2v}$ , на что указывает отчетливый локальный максимум при повороте на  $180^\circ$  (рис. 3.25).

Онтогенез всякого организма есть краткое и сжатое повторение (рекапитуляция) филогенеза данного вида.

Ф. Мюллер, Э. Геккель

### 3.5. ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СИММЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

**О**нтогенез (от греч. ὄντος, ontos – *сущий* и γένεσις, genesis – *зарождение*) – индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом, от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни. У многоклеточных животных в составе онтогенеза принято различать фазы эмбрионального (под покровом яйцевых оболочек) и постэмбрионального (за пределами яйца) развития, а у живородящих животных пренатальный (до рождения) и постнатальный (после рождения) онтогенез. У семенных растений к эмбриональному развитию относят процессы развития зародыша, происходящие в семени. Термин «онтогенез» впервые был введен Э. Геккелем в 1867 году. В ходе онтогенеза происходит процесс реализации генетической информации, полученной от родителей.

В эмбриональном периоде выделяют три основных этапа: дробление, гаструляцию и первичный органогенез. Эмбриональный, или зародышевый, период онтогенеза начинается с момента оплодотворения и продолжается до выхода зародыша из яйцевых оболочек.

Постэмбриональное развитие бывает прямым и непрямым. Прямое развитие – развитие, при котором появившийся организм идентичен по строению взрослому организму, но имеет меньшие размеры и не обладает половой зрелостью. Дальнейшее развитие связано с увеличением размеров и приобретением половой зрелости. Например: развитие рептилий, птиц, млекопитающих. Непрямое развитие (личиночное развитие, развитие с метаморфозом) – появившийся организм отличается по строению от взрослого организма, обычно устроен проще, может иметь специфические органы, такой зародыш называется личинкой. Личинка питается, растет и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослому организму (имаго). Например: развитие лягушки, некоторых насекомых, червей. Постэмбриональное развитие сопровождается ростом.

Онтогенез тесно связан с морфогенезом (от др.-греч. μορφή – «форма» и γένεσις – «возникновение», или буквально «формообразование») – возникновением и развитием органов, систем и частей тела организмов как в индивидуальном (онтогенез), так и в историческом, или эволюционном, развитии (филогенез). Изучение особенностей морфогенеза на разных этапах онтогенеза в целях управления развитием организмов составляет основную задачу биологии развития, а также генетики, молекулярной биологии, биохимии, эволюционной физиологии и связано с изучением закономерностей наследственности. Процесс морфогенеза контролирует организованное пространственное распределение клеток во время эмбрионального развития организма. Морфогенез может проходить также и в зрелом организме, в клеточных культурах или опухолях. Морфогенез также описывает развитие неклеточных форм жизни, у которых нет эмбриональной стадии

в их жизненном цикле. Морфогенез описывает эволюцию структур тела в пределах таксономической группы. Морфогенетический ответ в организме может быть вызван гормонами, окружающими химическими сигналами широкого диапазона: от продуктов жизнедеятельности других клеток и организмов до токсических веществ и радионуклидов – или механическими воздействиями.

В биологическом морфогенезе, равно как в развитии и эволюции, преобразования симметрии играют ключевую роль (Исаева, 2013). Помимо таких классических форм симметрии, как поворотная (радиальная), зеркальная (билатеральная) и переносная (трансляционная) симметрия, в биологическом морфогенезе проявляется масштабная симметрия (симметрия подобия), включающая и нелинейные преобразования. В ходе развития и эволюции многоклеточных животных наблюдаются сложные и закономерные изменения симметрии их тела.

Рассмотрим особенности преобразования симметрии в онтогенезе на примере иглокожих<sup>39</sup> – потомков двусторонне-симметричных животных, сменивших билатеральную симметрию личинок во взрослой стадии на лучевую симметрию. Систему гомеозисных генов<sup>40</sup>, в частности генов семейства *Hox*, регулирующих становление отделов тела, иглокожие унаследовали от своих двусторонне-симметричных предков. В последнее время внимание к иглокожим возросло в связи с открытием особой судьбы генов *Hox1*, *Hox2* и *Hox3*. Эти гены обычно находятся в начале *Hox*-кластера и – согласно принципу коллинеарности – должны экспрессироваться в самой передней части той зоны, где экспрессия *Hox* вообще есть. Однако у иглокожих отрезок *Hox*-кластера, содержащий гены *Hox1*–*Hox3*, почему-то переместился из начала кластера в его конец. Он оказался позади генов *Hox11/13*, которые у полухордовых являются самыми задними. Более того, этот отрезок еще и перевернут: гены в нем расположены в порядке *Hox3*–*Hox2*–*Hox1*, а не *Hox1*–*Hox2*–*Hox3*, как было бы в исходном состоянии. Таким образом, произошло сразу два события: транслокация (перемещение фрагмента хромосомы) и инверсия (его переворачивание). Новые данные показывают, что эта перестановка отсутствует у морских звезд, лучевая симметрия которых типична. Можно предположить, что возникновение лучевой симметрии у иглокожих предшествовало перестройке *Hox*-генов.

Развитие иглокожих на начальных стадиях идет более или менее сходно у различных классов и всегда характеризуется сложным метаморфозом с билатеральной личиночной стадией (Беклемишев, 1964). Как известно, у иглокожих дробление яйца полное, радиального типа, чаще равномерное. Ось яйца является осью радиальной симметрии. При этом типе дробления бластомеры разных широтных ярусов располагаются, по крайней мере на ранних стадиях, довольно точно один над другим, так что полярная ось яйца служит осью поворотной симметрии (рис. 3.26). Подобно гребневикам, но в отличие от животных со спиральным дроблением, зародыши иглокожих обладают не только осью симметрии 4-го порядка, но и четырьмя плоскостями симметрии. Дробление у всех иглокожих приводит к образованию покрытой жгутиками типичной бластулы.

---

<sup>39</sup> Название Иглокожие (*Echinodermata*) предложил в 1734 г. прусский зоолог, ботаник и дипломат Я. Клейн для морских ежей, и через 120 лет этот термин был распространен немецким зоологом Р. Лейкартом на целый тип животных, включающих морских ежей, морских звезд, морских лилий, офиур и голотурий.

<sup>40</sup> Гомеозисные гены — гены, определяющие процессы роста и дифференцировки в организме.

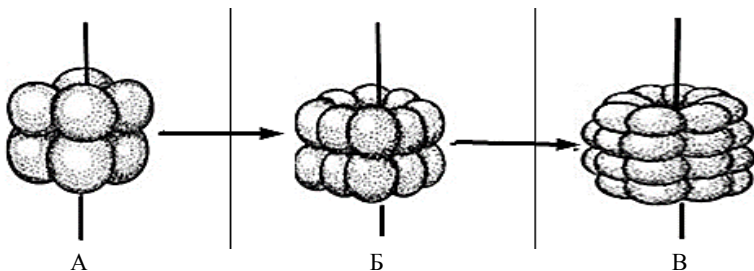


Рис. 3.26. Голобластическое<sup>41</sup> дробление иглокожих (Гилберт, 1993):  
А, Б, В – последовательные стадии процесса

На нижнем полюсе бластулы образуется глубокое впячивание – зачаток энтодермальной средней кишки, и бластула превращается в гастралу, у которой бластопор лежит на заднем конце. Бластопор превращается у иглокожих в порошицу (или последняя возникает на его месте), а рот образуется из отдельного вторичного впячивания – признак принадлежности к группе вторичноротых (Deuterostomia). После смещения порошицы на брюшную сторону личинка переходит в диплевулу<sup>42</sup>, имеющую яйцевидное тело и ресничный шнур вокруг рта, с помощью которого личинка подгоняет пищу ко рту и передвигается. В теле диплевулы, как правило, имеется три пары целомических полостей, при этом амбулакральная система взрослого животного образуется из второго левого целома. Двухлучевая симметрия диплевулы проявляется, в частности, в ктеноформном строении кишечно-целомического аппарата личинки до момента образования рта. Очень часто передний целом диплевулы асимметричен (рис. 3.27).

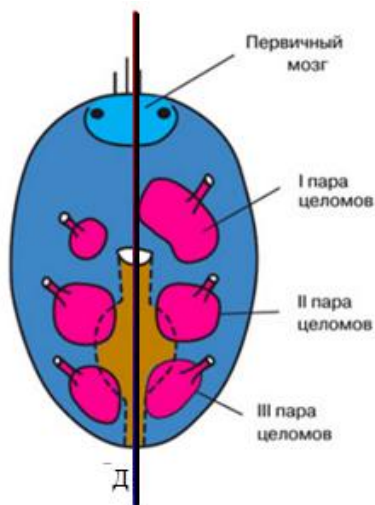


Рис. 3.27. Схема строения ранней личинки иглокожих – диплевулы (Малахов, 1996)

<sup>41</sup> Тип равномерного дробления олиголецетальных (изолецетальных) яиц, при котором дочерние клетки имеют приблизительно одинаковые размеры.

<sup>42</sup> Диплевула (диплеурула) – общая для иглокожих и кишечнодышащих ранняя форма личинки, позже преобразующаяся в разных группах в аурикулярию, бипиннарию, плутеуса или торнарию.

У разных классов диплевула испытывает неодинаковые преобразования, особенно резко проявляющиеся в видоизменении внешней формы тела и расположении околоротового мерцательного шнура. В дальнейшем личинка приобретает приспособления к планктонному образу жизни, различные у разных классов, и становится плутеусом (морские ежи и офиуры), аурикулярией (голотурии) или бипиннарией, а позже – брахиолярией (морские звезды). В частности, у личинки морской звезд, бипиннарии, околоротовой венчик перешнуровывается на два замыкающихся в кольца участка – преоральный и более развитой посторальный. На более поздних стадиях ресничный шнур бипиннарии образует сложные боковые загибы, на переднем конце тела вырастают три особых отростка – брахиоли, иногда не совсем точно называемые «руками», и бипиннария становится брахиолярией. Брахиолярия вскоре оседает на дно, прикрепляется находящейся между выростами переднего конца присоской и претерпевает метаморфоз, при котором выполняющая роль стебелька передняя часть брахиолярии дегенерирует, а из задней части, содержащей желудок, формируется молодая звездочка (рис. 3.28).

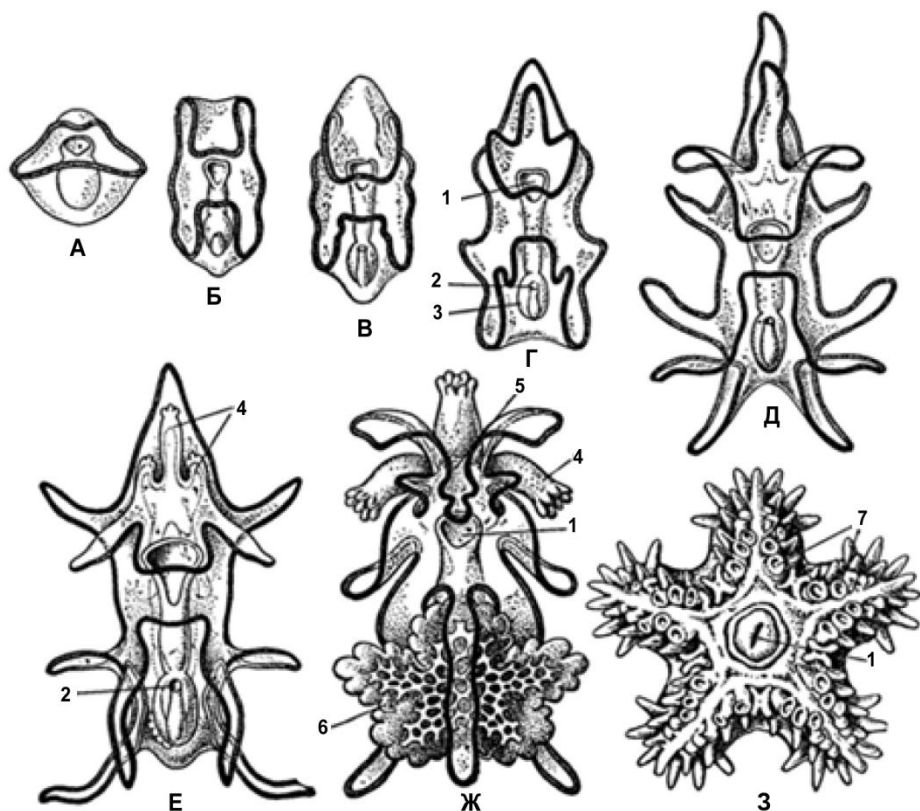


Рис. 3.28. Развитие морской звезды *Asterias* (Беклемишев, 1964): А–Д – бипиннария; Е–Ж – брахиолярия; 3 – только что сформировавшаяся звездочка (вид с брюшной стороны); 1 – рот, 2 – анальное отверстие, 3 – желудок, 4 – руки брахиолярии, 5 – присоска, 6 – формирующаяся звездочка, 7 – амбулакральные ножки

Рассмотрим подробнее преобразования псевдосимметрии<sup>43</sup> на ранних стадиях развития иглокожих. Первичная 4- или 8-лучевая симметрия, сходная с симметрией примитивных кишечнополостных, охватывает ранние стадии развития до бластулы (рис. 3.29А), которая на более поздних стадиях – молодой диплеврулы – сменяется 2-лучевой (рис. 3.29Б,В). Эта закономерность хорошо прослеживается на соответствующих симметрограммах, отражающих преобразования симметрии от группы  $C_{4v}$  у зародыша (рис. 3.29Д) через группу  $C_{2v}$  у молодой диплеврулы (рис. 3.29Е) до группы  $C_s$  у диплеврулы (рис. 3.29Ж), моносимметричность которой подтверждается видом симметрограммы, имеющей только один выраженный локальный максимум при повороте на  $360^\circ$  ( $0^\circ$ ) градусов.

Наконец, сформировавшаяся морская звезда обладает типичной поворотной симметрией с осью 5-го порядка, которая может быть приближенно описана группой  $C_{5v}$  (рис. 3.29З). Понижение степени билатеральной ( $\eta_b = 0,89$ ) и поворотной ( $\eta_r = 0,83$ ) симметрий является у Eleutherozoa вторичным и обусловлено у морских звезд и морских ежей эксцентричным положением анального отверстия, которое у звезд сдвинуто в направлении интеррадиуса, соседнего с мадрепоровым (рис. 3.29Г), а у ежей в сторону одного из радиусов. В обоих случаях анальное отверстие оказывается вне плоскости вторичной двусторонней симметрии (плоскость  $M$  нарушает как билатеральную, так и 5-лучевую симметрию). Эта вторичная двусторонность унаследована от высших *Pelmatozoa*.

Представляет интерес сопоставление хронологии онтогенеза морской звезды *Asterina amurensis*, приведенной в работе Кашенко (2005), с проанализированными нами соответствующими преобразованиями симметрии на разных стадиях развития звезды. Так, по данным Кашенко, через 2–3 часа после оплодотворения бластула, уже равномерно покрытая ресничками, начинает вращаться в яйцевой оболочке. Через 19,5 часа наблюдается массовый выход плавающих бластул, обладающих, как уже отмечалось, поворотной симметрией. Через 2,2 суток после оплодотворения личинки достигают стадии ранней диплеврулы (поздней гастрюлы). В этот период архентрон<sup>44</sup> соприкасается с эктодермой личинки в месте впячивания, где через несколько часов прорывается вторичный рот и образуется билатерально-симметричная диплеврула как таковая, симметрия которой приближенно описывается группой  $C_s$  со значением  $\eta_b = 0,75$  (рис. 3.30).

Стадия диплеврулы непродолжительна по времени, и уже через 2,9 суток формируется ранняя бипиннария. К этому времени у личинок появляются предротовой и анальный щитки, окаймленные ресничным шнуром – основным личиночным локомоторным органом. С развитием строение бипиннарии все более усложняется: появляются личиночные выросты, также окаймленные ресничным шнуром. Бипиннарии на разных стадиях развития являются билатерально-симметричными (группа  $C_s$ ) с довольно высоким значением степени инвариантности, в среднем  $\eta_b = 0,87$  (рис. 3.31А–Г).

---

<sup>43</sup> Поскольку далее приводятся количественные оценки, будем придерживаться этого термина.

<sup>44</sup> Архентрон – полость гастрюлы, гастроцель, полость первичной кишки зародыша.

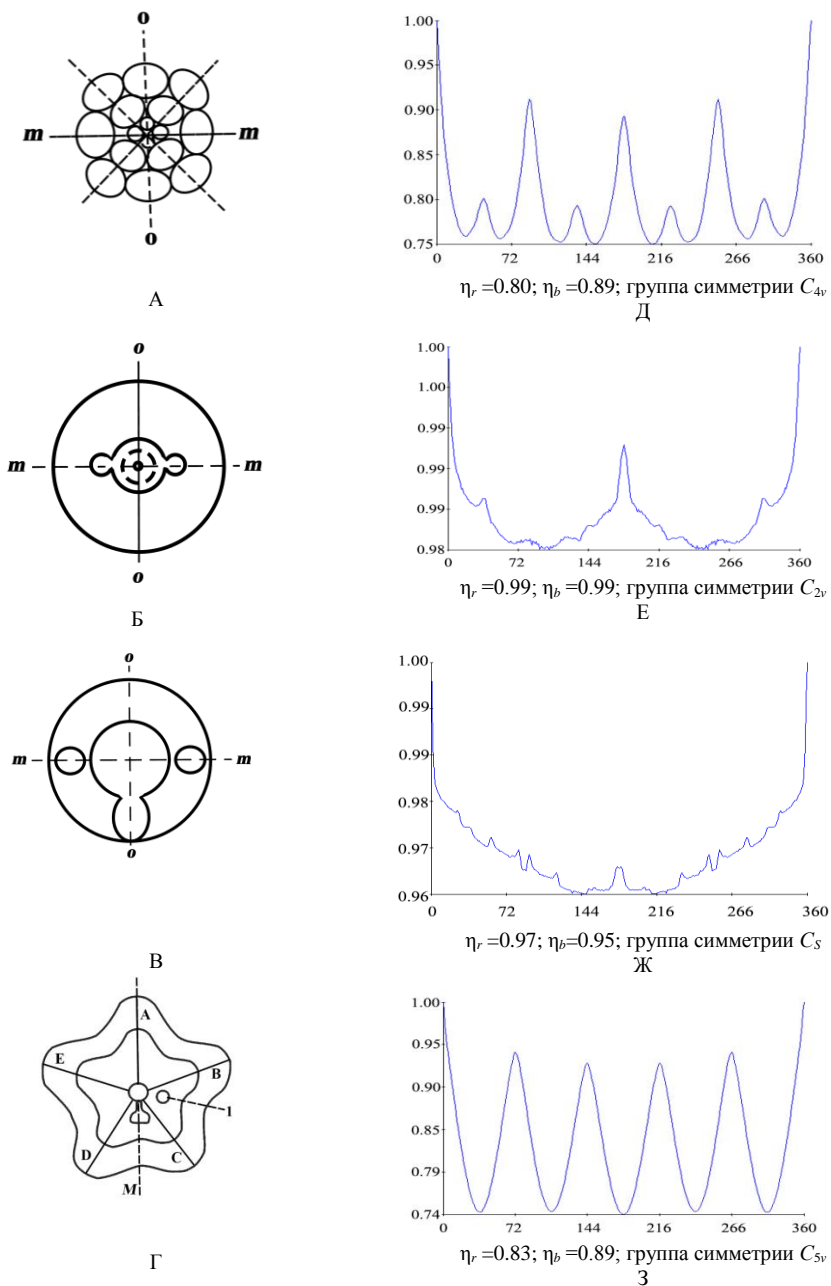


Рис. 3.29. Схемы основных начальных стадий в развитии симметрии иглокожих (А–В) и сформировавшейся морской звезды (Г) (по Беклемишеву, 1964), а также параметры их псевдосимметрии. А – первичная 4-лучевая симметрия зародыша ежа (вид на дробящееся яйцо с анимального полюса); Б – 2-лучевая симметрия молодой диплеврулы (вид с анимального полюса); В – двусторонняя симметрия диплеврулы (вид с анимального полюса). Плоскости зародышей: о–о – оральная, м–м – тентакулярная; Г – плоскости двусторонней симметрии у морской звезды. На Г – А–Е – радиусы, 1 – задний проход. Д–З – симметрограммы и параметры псевдосимметрии соответствующих стадий развития иглокожих. По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

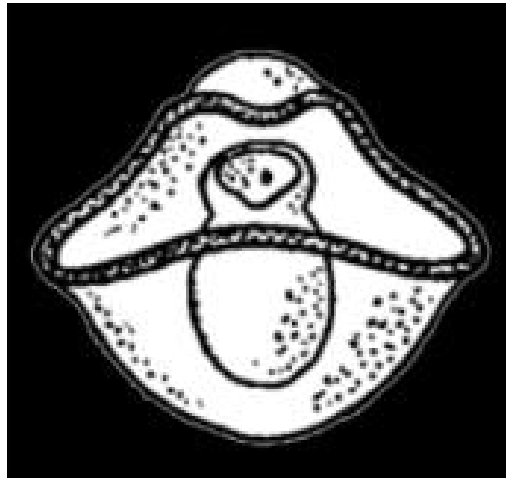


Рис. 3.30. Билатерально-симметричная диплеврула, группа симметрии  $C_s$ ,  $\eta_b = 0,75$

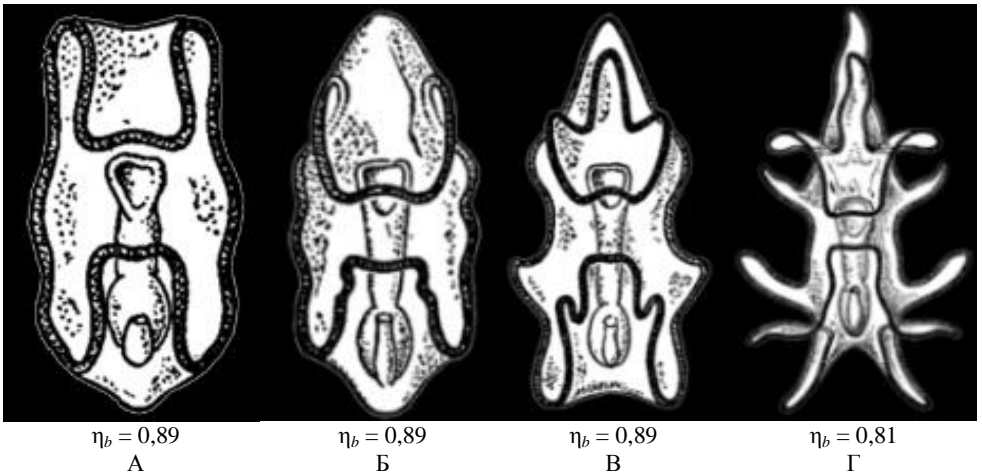


Рис. 3.31. Бипиннарии на разных стадиях развития и их симметрологические показатели

Поздняя бипиннария – ранняя брахиолярия в возрасте 23 суток имеет три пары длинных тонких пигментированных отростков, которые используются как руль и весла, сжимаясь и разжимаясь при плавании. С появлением этих отростков личинки приобретают большую свободу движения. Через 26–28 суток после оплодотворения появляются хорошо развитые билатерально-симметричные (группа  $C_s$ ) брахиолярии, имеющие три одинаковые округлые и утолщенные у основания брахиолы: одну медиальную и две латеральные, а также присасывательный диск, располагающийся между латеральными брахиолами. На 31–34-е сутки появляются брахиолярии с формирующейся ювенильной звездой на заднем конце тела (рис. 3.32).





$\eta_b = 0,73$   
А



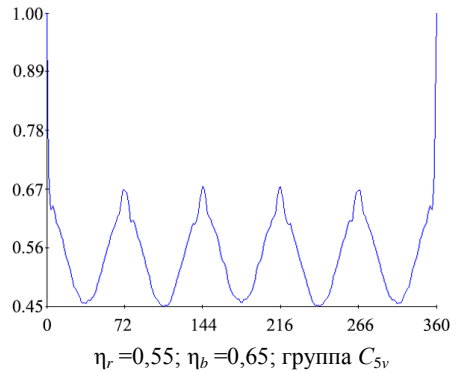
$\eta_b = 0,74$   
Б

Рис. 3.32. Брахиолярии на разных стадиях развития и их симметрологические показатели. Группа симметрии  $C_s$

Брахиолярии перед оседанием значительно увеличиваются в размерах. Вначале брахиолярии прикрепляются к субстрату брахиолами, а затем присасывательным диском. Постепенно происходит редукция личиночных органов, и через 9–10 часов после прикрепления брахиолярии ко дну процесс метаморфоза завершается появлением ювенильной звезды с четко различимыми пятью лучами, которая может ползать с помощью сформировавшихся амбулакральных ножек и обладает типичной поворотной симметрией с осью 5-го порядка, которая может быть приближенно описана группой  $C_{5v}$  (рис. 3.33).



А



$\eta_r = 0,55$ ;  $\eta_b = 0,65$ ; группа  $C_{5v}$

Б

Рис. 3.33. Молодая морская звезда (А) и ее симметрограмма (Б)

В целом при температуре  $17^\circ\text{C}$  и нормальной солености развитие *Asterina amurensis* успешно завершается оседанием ювенильной звезды через 37–44 суток после оплодотворения, и за этот период морская звезда претерпевает полный метаморфоз, а преобразования симметрии представляют собой ряд:

$$C_{4v} \rightarrow C_{2v} \rightarrow C_s \rightarrow C_{5v}$$

Эти преобразования симметрии отражают закономерный переход от поворотной симметрии к билатеральной и вновь к поворотной, обусловлены особенностями биологии морской звезды на разных стадиях развития и согласуются с принципом Кюри: система под внешним воздействием изменяет свою точечную симметрию таким образом, что сохраняются лишь операции симметрии, общие с операциями симметрии воздействия.

Действительно, бластулы (поворотная симметрия, группа  $C_{4v}$ ) могут двигаться только вверх при помощи биения ресничек или вниз при остановке биения. Более поздние стадии – гастрюла, диплеврула, бипиннарии – плавают уже в горизонтальном положении (в разной степени билатеральная симметрия, группа  $C_s$ ), вытягиваясь вдоль анимально-вегетативной оси. Брахиолярии имеют билатеральную симметрию (группа  $C_s$ ), при этом ранняя брахиолярия обладает специализированными локомоторными органами, позволяющими приобрести большую свободу движений, а поздние брахиолярии переходят к прикрепленному образу жизни, и, наконец, пятилучевая ювенильная звезда (группа  $C_{5v}$ ) вновь способна к активному передвижению, но по дну.

Подчеркнем, что геометрические характеристики биологических структур, в частности симметрия и псевдосимметрия, как правило, определяют лишь необходимые условия наличия тех или иных свойств данного биообъекта. Необходим внегеометрический критерий, который может быть сформулирован, например, с учетом влияния псевдосимметрических особенностей структуры на биологические свойства объекта. Поэтому успех применения геометрических методов в биологии возможен лишь вместе с биологическими представлениями и методами. Нам представляется, 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 закрашенного объекта, так и с учетом его тонких особенностей. Наконец, количественные подходы являются необходимой предпосылкой 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 биосимметрики 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 (биосимметрики) важна не только в фундаментальном плане, но и в аспекте междисциплинарного взаимопонимания между биологами, физиками, кристаллографами и другими специалистами, языком общения между которыми служит математика.

### 3.6. СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИООБЪЕКТОВ

**П**акет прикладных программ BioPs (приложение 1) дает возможность получить количественные геометрические характеристики венчика цветка, которые могут послужить эффективным инструментом в био-мониторинге, селекции и других направлениях экспериментальной биологии и экологии. Однако практическое применение теоретических предпосылок требует их апробирования и верификации на большом числе модельных объектов, что, в свою очередь, предполагает проведение статистического анализа варьирования исследуемых показателей.

Рассмотрим подходы к статистическому анализу показателей псевдосимметрии на примере венчика цветка примулы многоцветковой (*Primula × polyantha* Miller, 1768). Род примула, или первоцвет (*Primula* L.), известен большим числом видов, сортов и культурных форм. В природе насчитывается от 450 до 600 видов этих растений. При этом до сих пор открывают новые виды примул. Центрами видового разнообразия первоцветов являются Гималаи, горы Юго-Западного Китая и Средней Азии, Кавказ и Альпы. Для анализа были использованы пять выборок цветков примулы многоцветковой следующих культурных форм: Alba, Atropurpurea, Aurea, Lutea и Flava, выращенных в Ботаническом саду Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского в одинаковых микроклиматических условиях (табл. 3.2).

Цветовая характеристика культурных форм позволяет без труда их идентифицировать (рис. 3.34А), однако абстрагируясь от нее и оперируя только формой венчика (рис. 3.34Б), это сделать гораздо сложнее, вследствие чего примула является удобным модельным объектом для оценки классификационных возможностей геометрических характеристик венчика цветка.

В условиях стационара Ботанического сада ННГУ оцифрованные изображения собранных цветков получали с помощью цифрового сканера Epson 4490 Photo непосредственно после их сбора, чтобы исключить деформацию венчика, связанную с последствиями транспортировки и увяданием. Для этого цветки располагали группами на рабочей поверхности сканера таким образом, чтобы не нарушалось естественное взаиморасположение лепестков венчика. В полевых условиях для получения изображений венчиков цветков использовался цифровой фотоаппарат, при этом соблюдались следующие условия: расстояние между матрицей фотоаппарата и объектом (цветком) было постоянным; плоскость венчика цветка располагалась «параллельно» плоскости матрицы фотоаппарата. С помощью графического редактора Adobe Photoshop CS5 фон изображения приводился к абсолютно черному цвету, так как при измерении псевдосимметрии в ППП BioPs контур венчика цветка должен быть четко обозначен.

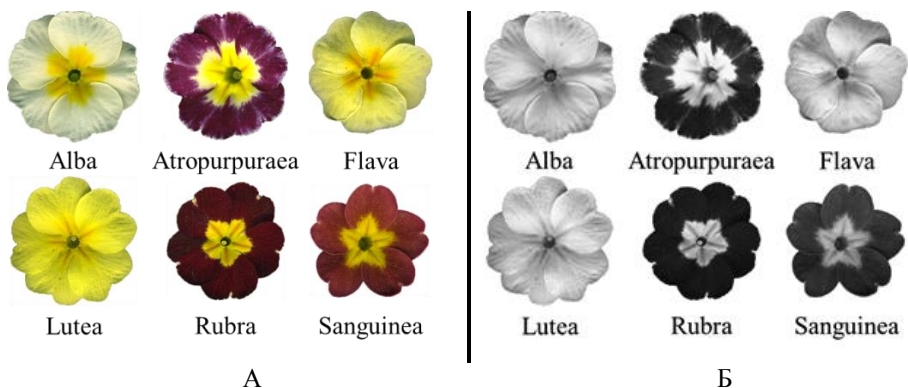


Рис. 3.34. Изображение венчика цветка рассматриваемых культурных форм *Primula* × *polyantha* в цвете (А) и в оттенках серого (Б)

Таблица 3.2

Объемы выборок цветков культурных форм *Primula* × *polyantha*

Культурная форма	Объем выборки, экз.
Alba	24
Atropurpurea	61
Flava	42
Lutea	81
Rubra	70
Sanguinea	46
<b>Всего</b>	<b>324</b>

В качестве геометрических показателей венчика цветка *P. × polyantha* использовались показатели поворотной ( $\eta_r$ ) и билатеральной псевдосимметрии ( $\eta_b$ ), а также индекс изрезанности цветка ( $I_r$ ), которые измеряли с помощью ППП BioPs. В качестве примера на рис. 3.35 приведена симметрограмма культурной формы Lutea, 5 локальных максимумов которой указывает на возможность приближенного описания псевдосимметрии венчика цветка точечной группой  $C_{5v}$ .

Кроме того, был применен индекс проективного покрытия ( $I_{pc}$ ), который вычислялся по формуле:

$$I_{pc} = \frac{S_{im} - S_{fl}}{S_{im}},$$

где  $S_{im}$  – площадь круга, в который вписан цветок,  $S_{fl}$  – площадь цветка. Индекс проективного покрытия оценивает долю занимаемого изображением цветка пространства на плоскости, величина которой зависит от ширины лопастей отгиба и от степени их взаимного перекрывания (т.е. от геометрических характеристик лопастей отгиба).

Таким образом, геометрия венчика цветка примулы характеризовалась четырьмя показателями: двумя базовыми –  $\eta_r$ ,  $\eta_b$  и двумя производными –  $I_r$ ,  $I_{pc}$ .

Большинство рассматриваемых культурных форм *P. × polyantha* характеризуется вариабельностью в количестве лопастей отгиба венчика цветка (от 5 до 7).

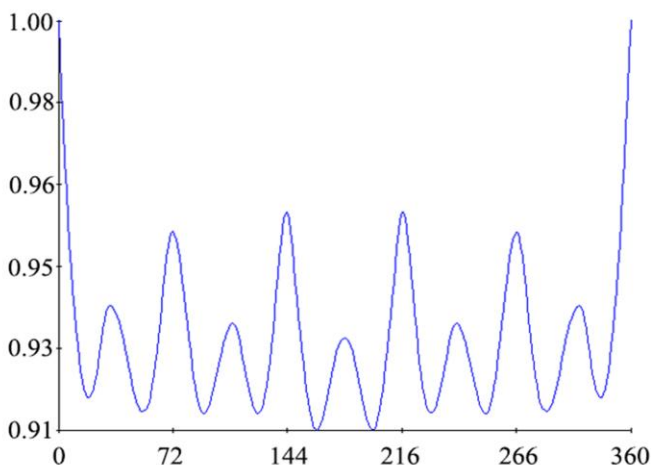


Рис. 3.35. Симметрограмма венчика цветка примулы *P. × polyantha* культурной формы *Lutea*. По оси ординат – степень инвариантности поворотной псевдосимметрии  $\eta_r$  (отн. ед.), по оси абсцисс – градусы поворота

Однако, поскольку пять лепестков отгиба для рода *Primula* является номинативным признаком, то другие вариации *P. × polyantha* на данном этапе исследования из дальнейшего рассмотрения были исключены.

Расчеты проведены в программной среде R с применением базовых пакетов, а также пакета MASS. Предварительный анализ типа распределения значений геометрических характеристик цветков *P. × polyantha* показал, что они отклоняются от нормального распределения. В частности, ввиду высокой степени псевдосимметричности цветков, распределение значений  $\eta_r$  и  $\eta_b$  оказалось близким к единице. Поскольку эти показатели не могут превышать единицу, распределение оказывается скошенным влево. Ввиду выявленных отклонений от нормального распределения для дальнейшего анализа использованы непараметрические методы статистического анализа.

Различия цветков пятилопастной вариации пяти культурных форм *P. × polyantha* по каждому геометрическому показателю оценивали с помощью критерия Крускала–Уоллиса, являющегося непараметрическим аналогом однофакторного дисперсионного анализа (табл. 3.3).

Таблица 3.3

**Статистический анализ различий культурных форм *Primula × polyantha* по геометрическим показателям венчика цветка при помощи критерия Крускала–Уоллиса**

Геометрические характеристики	Статистические показатели	
	<b>N</b>	<b>p</b>
Показатель поворотной псевдосимметрии ( $\eta_r$ )	181,85	<0,001
Показатель билатеральной псевдосимметрии ( $\eta_b$ )	175,19	<0,001
Индекс изрезанности ( $I_r$ )	166,77	<0,001
Индекс проективного покрытия ( $I_{pc}$ )	89,27	<0,001

Основываясь на полученных результатах (табл. 3.3) можно заключить, что пятилопастные вариации культурных форм примулы многоцветковой статистически значимо различаются между собой по всем геометрическим характеристикам, как базовым, так и производным. Однако критерий Крускала–Уоллиса, указывая на межгрупповые различия между культурными формами, не отвечает на вопрос, между какими парами форм эти различия существуют/отсутствуют и по каким показателям. Поэтому на следующем этапе анализа было проведено попарное сравнение пятилопастной вариации культурных форм по критерию Уилкоксона с поправкой Холма (табл. 3.4).

Таблица 3.4

**Сравнение культурных форм *Primula* × *polyantha* по геометрическим показателям венчика цветка по критерию Уилкоксона с поправкой Холма**

Сравниваемые пары культурных форм		Значение критерия			
		$\eta_r$	$\eta_b$	$I_r$	$I_{pc}$
Alba	Atropurpurea	<b>1427,5</b>	<b>1400,5</b>	674	<b>588</b>
	Flava	<b>322</b>	<b>272,5</b>	453,5	<b>724,5</b>
	Lutea	1094,0	976	<b>165,0</b>	997,5
	Rubra	<b>1466,5</b>	<b>1302,0</b>	<b>1276</b>	619
	Sanguinea	<b>932,5</b>	<b>809</b>	<b>154,0</b>	<b>225</b>
Atropurpurea	Flava	<b>13</b>	<b>2,0</b>	1220,0	<b>2149,0</b>
	Lutea	<b>335,0</b>	<b>284</b>	<b>417,0</b>	<b>3148,0</b>
	Rubra	<b>807,0</b>	<b>587,5</b>	<b>3296</b>	1947
	Sanguinea	<b>510,5</b>	<b>347</b>	<b>393,5</b>	<b>706</b>
Flava	Lutea	<b>2497,5</b>	<b>2512</b>	<b>393,5</b>	<b>889,5</b>
	Rubra	<b>2827,0</b>	<b>2813,0</b>	<b>2198</b>	<b>452</b>
	Sanguinea	<b>1776,0</b>	<b>1744</b>	<b>406,0</b>	<b>27</b>
Lutea	Rubra	<b>4354,0</b>	<b>4183,5</b>	<b>5263</b>	<b>1773</b>
	Sanguinea	<b>2822,5</b>	<b>2581</b>	<b>2469,5</b>	<b>455</b>
Rubra	Sanguinea	1580,5	1474	<b>260,5</b>	<b>1018</b>

Значения, выделенные жирным шрифтом, статистически значимы ( $p < 0,05$ ).

Полученные результаты свидетельствуют, что формы Alba и Lutea являются наиболее близкими, поскольку статистически значимо не различаются по 3 из 4 геометрических характеристик ( $\eta_r$ ,  $\eta_b$ ,  $I_r$ ). Далее по уменьшению количества характеристик, не имеющих статистически значимых различий, идут следующие пары форм: по 2 показателям – Alba / Atropurpurea ( $I_r$ ,  $I_{pc}$ ), Rubra / Sanguinea ( $\eta_r$ ,  $\eta_b$ ); по одному показателю – Atropurpurea / Flava ( $I_r$ ), Atropurpurea / Rubra ( $I_{pc}$ ). Остальные сравниваемые пары различаются по всем показателям (табл. 3.4). На этом доказательные возможности примененных ранговых непараметрических методов исчерпываются.

Для оценки успешности классификации цветков *P.* × *polyantha* различных культурных форм, а также величины вклада в дискриминацию базовых и производных показателей псевдосимметрии и их совокупности был проведен линейный дискриминантный анализ. Задачей этого вида анализа является построение статистической модели, позволяющей различать культурные формы по совокупности имеющихся геометрических показателей. В целях исследования дискриминант-

ных возможностей базовых и производных показателей были построены три модели. Первая включала два базовых показателя, вторая – два производных показателя, третья включала все показатели.

Основным показателем адекватности дискриминантной модели является точность предсказаний, для оценки которой строится так называемая таблица классификации, которая представляет собой таблицу сопряженности с частотами истинных (строки) и предсказанных (столбцы) культурных форм. Главная диагональ такой таблицы содержит частоты верного распознавания для каждой формы. При анализе дискриминантных моделей не следует забывать о том, что классификация тех же самых данных, по которым строилась модель, завышает степень ее адекватности. Для того чтобы улучшить оценку правильного распознавания, существует процедура перекрестной проверки. Она заключается в том, что из полного набора данных последовательно исключается по одному наблюдению. По оставшимся данным строится дискриминантная модель и делается предсказание для исключенного наблюдения. Такие предсказания гораздо лучше подходят для проверки адекватности модели, поскольку они делаются для наблюдений, не участвовавших в построении модели.

В таблице 3.5 представлена таблица классификации, построенная по результатам перекрестной проверки для модели на основе показателей поворотной ( $\eta_a$ ) и билатеральной ( $\eta_b$ ) псевдосимметрии. Общая вероятность правильного распознавания для этой модели составила 43%.

Таблица 3.5

**Таблица классификации цветков различных культурных форм *Primula×polyantha* Mill. по показателям поворотной ( $\eta_a$ ) и билатеральной ( $\eta_b$ ) псевдосимметрии**

Культурная форма	Alba	Atropurpurea	Flava	Lutea	Rubra	Sanguinea	Процент правильно классифицированных цветков
Alba	0	3	5	16	0	0	0
Atropurpurea	0	44	0	4	13	0	72,1
Flava	0	0	19	22	0	1	45,2
Lutea	1	7	15	40	13	3	50,6
Rubra	0	11	0	20	25	14	35,7
Sanguinea	0	7	0	4	21	9	20,9

Ошибочно классифицированные наблюдения (цветки) в разной степени представлены во всех культурных формах, но в наименьшей степени затрагивают форму *Atropurpurea*. Это говорит о том, что цветки этой культурной формы в наибольшей степени отличаются показателями поворотной и билатеральной псевдосимметрии от других форм. Напротив, для культурной формы *Alba* полностью отсутствуют правильно классифицированные цветки, при этом наибольшее их число классифицировано как *Lutea*. Это свидетельствует о том, что по базовым показателям культурная форма *Alba* наиболее близка к форме *Lutea*.

В таблице 3.6 представлена таблица классификации, построенная по результатам перекрестной проверки для модели на основе показателей изрезанности ( $I_r$ ) и проективного покрытия ( $I_{pc}$ ). Общая вероятность правильного распознавания для этой модели составила 51%.

Таблица 3.6

Таблица классификации цветков различных культурных форм *Primula* × *polyantha* Mill. по индексам изрезанности ( $I_r$ ) и проективного покрытия ( $I_{pc}$ )

Культурная форма	Alba	Atropurpurea	Flava	Lutea	Rubra	Sanguinea	Процент правильно классифицированных цветков
Alba	0	7	6	1	9	1	0
Atropurpurea	0	21	14	1	19	6	34,4
Flava	0	7	23	8	4	0	54,8
Lutea	0	6	14	59	0	0	74,7
Rubra	0	16	7	2	43	2	61,4
Sanguinea	0	15	0	7	3	18	41,9

Использование этих показателей позволило повысить процент правильной классификации цветков для некоторых культурных форм. При этом наибольший процент правильно классифицированных цветков относится к культурной форме Lutea, а среди цветков культурной формы Alba, так же как и в предыдущем случае, отсутствуют правильно классифицированные.

В таблице 3.7 представлена таблица классификации, построенная по результатам перекрестной проверки для модели на основе всех четырех показателей. Общая вероятность правильного распознавания для этой модели составила 71,5%.

Таблица 3.7

Таблица классификации цветков различных культурных форм *Primula* × *polyantha* на основе базовых ( $\eta_r, \eta_b$ ) и производных ( $I_r, I_{pc}$ ) показателей псевдосимметрии

Культурная форма	Alba	Atropurpurea	Flava	Lutea	Rubra	Sanguinea	Процент правильно классифицированных цветков
Alba	5	1	12	2	4	0	20,8
Atropurpurea	0	51	1	0	9	0	83,6
Flava	1	0	31	7	2	1	73,8
Lutea	0	0	18	55	0	6	69,6
Rubra	1	5	1	0	55	8	78,6



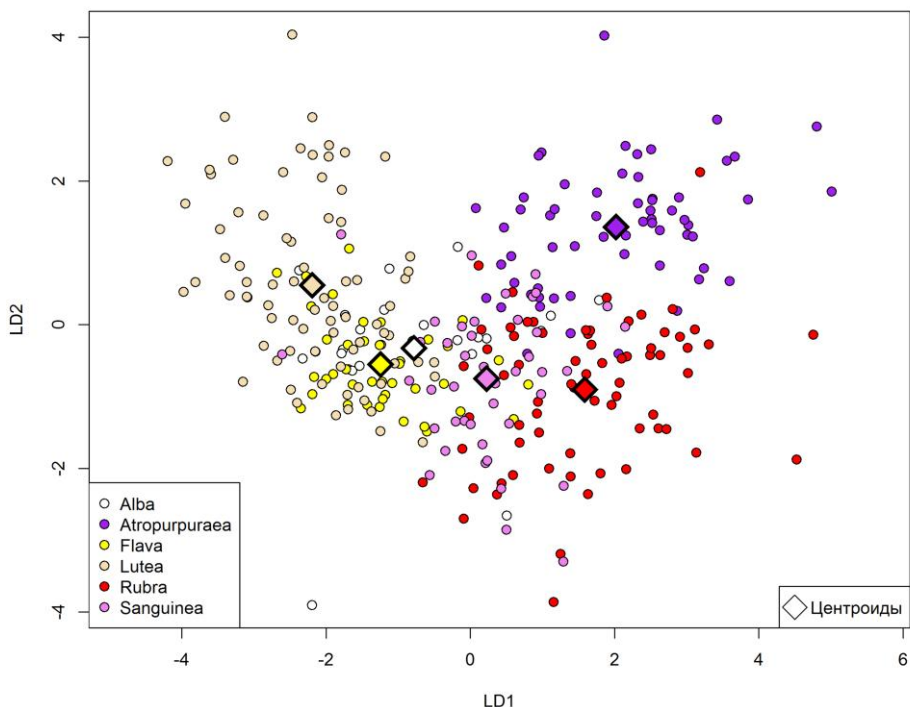


Рис. 3.36. Диаграмма рассеяния цветков различных культурных форм *Primula × polyantha* в пространстве двух первых линейных дискриминантов (LD1 и LD2); кружками отображены отдельные наблюдения (цветки), ромбами – центры групп наблюдений (культурных форм)

Sanguinea	1	1	0	2	8	31	72,1
-----------	---	---	---	---	---	----	------

Для всех культурных форм наблюдается существенный рост количества адекватно классифицированных цветков по сравнению с частными моделями. В частности, 20,8% цветков культурной формы Alba были классифицированы верно, в отличие от предыдущих моделей, где правильно классифицированные цветки отсутствовали полностью.

Для визуальной оценки полной дискриминантной модели построен график рассеяния наблюдений в пространстве двух первых линейных дискриминантов, представленный на рис. 3.36.

Можно видеть, что цветки форм *Atropurpurea* и *Rubra* группируются довольно компактно, поэтому их классификация прошла наиболее успешно, а облака остальных форм пересекаются в большей степени, что привело к появлению ошибок в распознавании.

Однако, используя средние значения (центроиды) двух первых линейных дискриминантов каждой культурной формы, можно построить диаграмму рассеяния Вороного<sup>45</sup> (рис. 3.37), которая уже достаточно хорошо визуализирует результаты дискриминации культурных форм примулы.

<sup>45</sup> Диаграмма Вороного конечного множества точек  $S$  на плоскости представляет такое разбиение плоскости, при котором каждая область этого разбиения образует множество

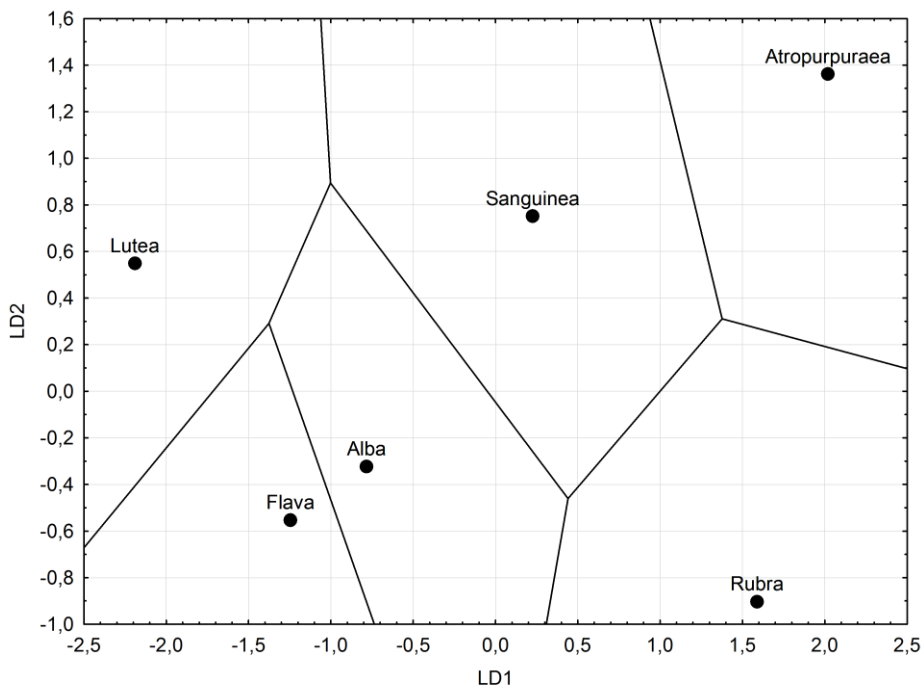


Рис. 3.37. Диаграмма рассеяния Вороного для средних значений дискриминантных функций различных культурных форм *Primula × polyantha* Mill

При объяснении принципа построения диаграммы Вороного обычно приводят следующий пример. Пусть есть карта города, на которой точками обозначены почтовые отделения. Человек хочет отправить письмо, и он пойдет на ближайшую почту. Ему интересно знать, какое отделение ближе, для любой точки города – необходимость отправить письмо может наступить неожиданно. Для этого он может взять карту и расчертить ее на ячейки так, чтобы внутри каждой ячейки находилось только одно отделение, а для всех остальных точек ячейки именно эта почта была ближайшей. Полученная картинка и будет диаграммой Вороного для точек-почт.

Анализируя диаграмму рассеяния, можно заключить, что пары форм *Atropurpurea* / *Lutea*, *Atropurpurea* / *Flava* и *Lutea* / *Rubra* классифицируются наиболее удачно, так как в пространстве дискриминантных функций они наиболее удалены друг от друга. Напротив, расстояние между центроидами форм *Alba* и *Flava* принимает наименьшее значение, что говорит о самой слабой дискриминации среди представленных форм.

На примере наиболее удаленных, в пространстве дискриминантных функций, культурных форм (*Atropurpurea* и *Lutea*) можно продемонстрировать интерпретацию основных геометрических характеристик венчиков, по которым была произведена дискриминация. Так, в частности, можно заключить, что для венчиков

---

точек, более близких к одному из элементов множества  $S$ , чем к любому другому элементу множества. Названа в честь российского ученого Георгия Феодосьевича Вороного (1868–1908).

цветков формы *Atropurpurea* характерны более низкие значения средней поворотной и билатеральной псевдосимметрии и высокие значения индекса изрезанности по сравнению с этими же характеристиками венчиков цветков формы *Lutea*.

Ошибочно классифицированные наблюдения (цветки) в разной степени представлены во всех культурных формах, но в наименьшей степени затрагивают форму *Atropurpurea*. Это говорит о том, что геометрические характеристики этой культурной формы наиболее отличаются от других форм (табл. 3.7).

Используемый набор параметров венчика цветка ( $\eta_r$ ,  $\eta_b$ ,  $I_r$ ,  $I_{pc}$ ) позволяет уверенно дискриминировать культурные формы примулы многоцветковой, при этом геометрические характеристики по вкладу в дискриминацию различных культурных форм примулы многоцветковой образуют убывающий ряд:

$$I_r > \eta_r > I_{pc} > \eta_b.$$

Следует также отметить, что близость расположения культурных форм *Alba* и *Flava* в пространстве дискриминантных функций позволяет сделать предположение, что они являются не отдельными культурными формами, а относятся к разным цветовым вариациям одной культурной формы.



# АНАЛИЗ ПСЕВДОСИММЕТРИИ И АСИММЕТРИИ ТРЕХМЕРНЫХ ИЗОБРАЖЕНИЙ БИООБЪЕКТОВ



М. Эшер. Глубина. 1955, резьба по дереву



Трехмерное изображение – изображение объемного предмета, выполненное на плоскости. В компьютерной графике трехмерное изображение предмета аппроксимируется большим количеством малых плоских фигур (треугольников).

*Wikipedia Commons*

#### 4.1. МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ПСЕВДОСИММЕТРИИ 3D-ИЗОБРАЖЕНИЙ БИООБЪЕКТОВ

**Т**рехмерная графика (3D, от англ. 3 Dimensional Graphics) – раздел компьютерной графики, совокупность приемов и инструментов (как программных, так и аппаратных), предназначенных для изображения объемных объектов. Трехмерное изображение на плоскости отличается от двумерного тем, что включает построение геометрической проекции трехмерной модели *сцены* на плоскость (например, экран компьютера) с помощью специализированных программ (однако с созданием и внедрением 3D-дисплеев и 3D-принтеров трехмерная графика не обязательно включает в себя проецирование на плоскость). При этом модель может как соответствовать объектам из реального мира (автомобили, здания, ураган, астероид), так и быть полностью абстрактной (проекция четырехмерного фрактала). 3D-моделирование – это процесс создания трехмерной модели объекта. Задача 3D-моделирования – разработать визуальный объемный образ желаемого объекта. С помощью трехмерной графики можно и создать цифровую копию конкретного предмета.

Трехмерная графика активно применяется для создания изображений на плоскости экрана или листа печатной продукции в науке и промышленности, например в системах автоматизации проектных работ (САПР), архитектурной визуализации (сюда относится и так называемая виртуальная археология), в современных системах медицинской визуализации. Самое широкое применение – во многих современных компьютерных играх, а также как элемент кинематографа, телевидения, печатной продукции. Трехмерная графика обычно имеет дело с виртуальным, воображаемым трехмерным пространством, которое отображается на плоской, двумерной поверхности дисплея или листа бумаги. В настоящее время известно несколько способов отображения трехмерной информации в объемном виде, хотя большинство из них представляет объемные характеристики весьма условно, поскольку работают со стереоизображением. Из этой области можно отметить стереочки, виртуальные шлемы, 3D-дисплеи, способные демонстрировать трехмерное изображение. Однако и 3D-дисплеи по-прежнему не позволяют создавать полноценную физическую, осязаемую копию математической модели, создаваемую методами трехмерной графики.

Развивающиеся технологии быстрого прототипирования<sup>46</sup> ликвидируют этот пробел. Следует заметить, что в технологиях быстрого прототипирования

---

<sup>46</sup> Быстрое прототипирование (RapidPrototyping, RP) – это послойное построение физической модели (прототипа) в соответствии с геометрией САД-модели. Для перевода САПР (система автоматизированного проектирования) на английский язык зачастую используется аббревиатура САД (англ. computer-aided design), подразумевающая использование компьютерных технологий в проектировании. Однако в ГОСТ 15971-90 это словосочетание приводится как стандартизированный англоязычный эквивалент термина «автоматизиро-

используется представление математической модели объекта в виде твердого тела (воксельная<sup>47</sup> модель).

3D-сканеры относятся к той разновидности высокотехнологичных устройств, которые производят анализ физического объекта и в дальнейшем создают модель этого объекта. Главная задача сканера – получение максимально возможной точности 3D-копии материального объекта с минимальными затратами усилий. Технологических решений для того существует множество, да и спектр применения таких сканеров оказывается неожиданно широким.

Разделяют два метода сканирования – контактный и бесконтактный. При бесконтактном методе применяются так называемые пассивные и активные 3D-сканеры. Принцип работы 3D-сканера заключается в получении и сравнении изображения от двух камер. Подобно тому, как человек способен определять расстояние до предметов при помощи глаз, оптический 3D-сканер вычисляет расстояние до объекта, используя 2 камеры. Обычно в дополнение к камерам используется подсветка (лазер или лампа), помогающая достигать высокой точности и надежности в измерениях. Все данные об измерениях передаются в компьютер, информация о поверхностях сканируемой детали запоминается, анализируется и выводится на экран в виде проекции трехмерного объекта. С помощью компьютера можно управлять процессом сканирования, выбирать разрешение и необходимые области для уточнения детализации, сохранять и изменять полученные с помощью трехмерного лазерного сканера данные.

Для создания 3D-сканеров могут быть использованы различные технологии, каждая из которых имеет свои ограничения, преимущества и недостатки. Основными являются лазерная и оптическая технологии. В первом случае используется лазер II класса, безопасный для зрения. Лазерные 3D-сканеры используют тот же принцип, что и лазерные дальномеры, – измеряется расстояние от лазера (и детектора возвратного импульса) до каждой точки на поверхности объекта; скорость света – величина известная и постоянная, соответственно, зная время, затраченное импульсом на преодоление расстояния от лазера до объекта, можно рассчитать расстояние до него. Чтобы 3D-сканер с лазерной подсветкой имел привязку к объекту сканирования, нередко используются специальные светоотражающие марки, закрепляющиеся рядом с объектом сканирования или непосредственно на нем в определенных точках. Во втором случае сканируемый объект освещается световыми импульсами, изменяющимися определенным образом, камера считывает отражения и по искажениям считывает облик сканируемого объекта. Ограничения в сканируемых объектах присутствуют в каждой из этих технологий. Лазерные сканеры по большей части неприменимы для сканирования подвижных объектов, так как сканирование занимает достаточно продолжительное время. Следовательно, их использование затруднительно в случае, если объектом является человек. К тому же существует необходимость нанесения специальных светоотражающих

---

ванное проектирование». Понятие CAD не является полным эквивалентом САПР как организационно-технической *системы*. Термин САПР на английский язык может также переводиться как CAD system, automated design system.

<sup>47</sup> Воксел (в разговорной речи *воксель*, англ. *Voxel* — образовано из слов: объемный (англ. *volumetric*) и пиксел (англ. *pixel*) — элемент объемного изображения, содержащий значение элемента раstra в трехмерном пространстве. Воксели являются аналогами двумерных элементов для трехмерного пространства. Воксельные модели часто используются для визуализации и анализа медицинской и научной информации.

меток. Преимущество использования данной технологии состоит в высокой точности получаемой 3D-модели. Оптические 3D-сканеры сталкиваются с трудностями при сканировании блестящих, зеркальных или прозрачных поверхностей. Преимуществами таких устройств является большая скорость сканирования, что устраняет проблему искажения получаемой модели при движении объекта, и отсутствие необходимости нанесения отражающих меток.

Основной численных алгоритмов определения степени инвариантности трехмерного объекта (DoI) для произвольного изометрического преобразования в программе Symmetry 3D является следующее выражение

$$\eta_{\hat{q}}[\rho(\mathbf{r})] = \frac{\int_V \rho(\mathbf{r})\rho(\hat{q}\mathbf{r})dV}{\int_V \rho(\mathbf{r})^2 dV}, \quad (4.1)$$

где  $\hat{q}$  – оператор преобразования объекта (системы координат);  $\rho(\mathbf{r})$  – функция плотности объекта, равная единице для точек пространства, принадлежащих объекту, и нулю – для всех остальных точек пространства;  $\rho(\hat{q}\mathbf{r})$  – функция плотности объекта после преобразования системы координат оператором  $\hat{q}$ ;  $dV$  – элемент объема;  $\mathbf{r}$  – радиус-векторы точек пространства.

При аппроксимации объемного объекта трехмерным массивом вокселей мы переходим от «плавной» функции  $\rho(\mathbf{r})$  в (4.1) к трехмерному дискретному массиву чисел  $A_{i,j,k}$ , где индексами  $i, j$  и  $k$  задается положение вокселя в пространстве в декартовой (ортогональной) системе координат. Элемент матрицы  $A_{i,j,k} = 1$ , если воксель принадлежит объекту, и  $A_{i,j,k} = 0$  – в противном случае.

Расчеты степени инвариантности трехмерного объекта для произвольного изометрического преобразования проводятся с помощью дискретного аналога выражения (4.1):

$$\eta_{\hat{q}} = \frac{\sum_{i,j,k} A_{i,j,k} \cdot B_{i,j,k}}{\sum_{i,j,k} A_{i,j,k}^2}, \quad (4.2)$$

где через  $B_{i,j,k}$  обозначен трехмерный массив вокселей после применения к исследуемому объекту заданного изометрического преобразования.

Рассмотрению трехмерных (объемных) изображений, полученных с помощью 3D-сканера Rangevision, целесообразно предпослать краткие сведения о классических геометрических фигурах, рассматриваемых кристаллографией, так называемых платоновых телах, упоминавшихся ранее.

В трехмерном евклидовом пространстве существует всего пять правильных многогранников: тетраэдр, гексаэдр или куб, октаэдр, додекаэдр и икосаэдр<sup>48</sup> (рис. 4.1). В «Началах» Евклида приведено строгое доказательство того, что существует только пять правильных многогранников, а их гранями могут быть

<sup>48</sup> Тетра́эдр (др.-греч. τετρά – четыре), гексаэдр (от др.-греч. ἑξάς – шесть), октаэдр (от др.-греч. οκτώ – восемь), додека́эдр (от др.-греч. δώδεκα – двенадцать), икоса́эдр (от др.-греч. εἴκοσι – двадцать) и др.-греч εἶδρον – седалище, основание.



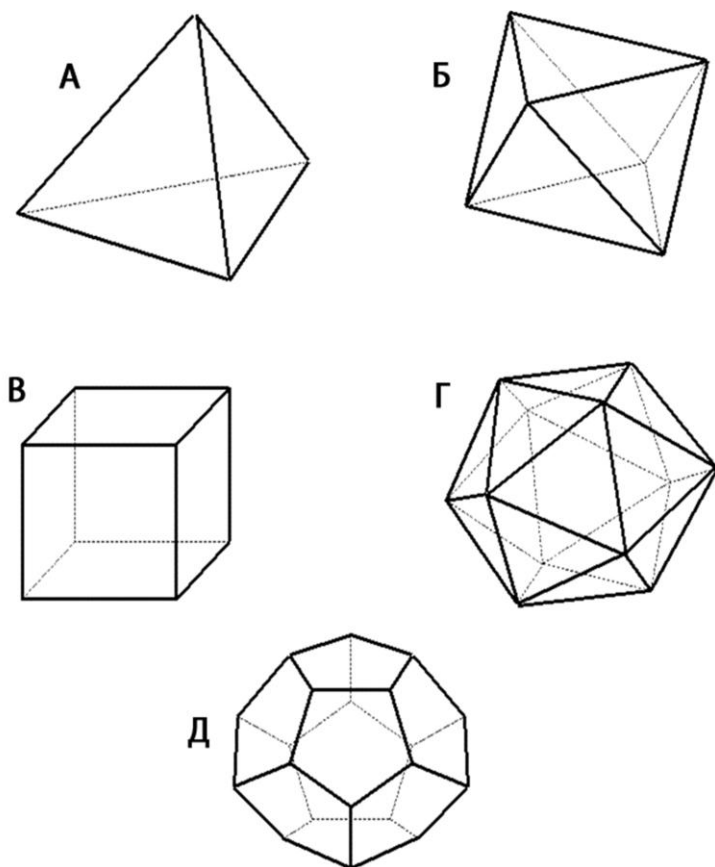


Рис. 4.1. Платоновы тела: А – тетраэдр, Б – октаэдр, В – гексаэдр, Г – икосаэдр, Д – додекаэдр

только три типа правильных многоугольников: треугольники, квадраты и пентагоны (пятиугольники).

Гранями тетраэдра являются четыре равносторонних треугольника. Тетраэдр имеет наименьшее число граней среди платоновых тел и является трехмерным аналогом плоского правильного треугольника, который имеет наименьшее число сторон среди правильных многоугольников. Следующее тело – это гексаэдр, называемый также кубом. Гексаэдр имеет шесть граней, представляющих собой квадраты. Гранями октаэдра являются правильные треугольники, и их число в октаэдре равно восьми. Следующим по количеству граней является додекаэдр. Его гранями являются пентагоны, и их число в додекаэдре равно двенадцати. Закрывает пятерку платоновых тел икосаэдр. Его гранями являются правильные треугольники, и их число равно 20.

Основными числовыми характеристиками платоновых тел являются число граней ( $\Gamma$ ), число вершин ( $B$ ) и число ребер ( $P$ ) на поверхности тела, приведенные в табл. 4.1.

Числовые характеристики платоновых тел

Многогранник	Число граней, Г	Число вершин, В	Число ребер, Р	Число вершин и граней, В+Г	Форма грани	Тип пространственной симметрии
Тетраэдр	4	4	6	8	Треугольник	$T_h$
Гексаэдр	6	8	12	14	Квадрат	$O_h$
Октаэдр	8	6	12	14	Треугольник	$I_h$
Икосаэдр	20	12	30	32	Треугольник	$O_h$
Додекаэдр	12	20	30	32	Пентагон	$I_h$

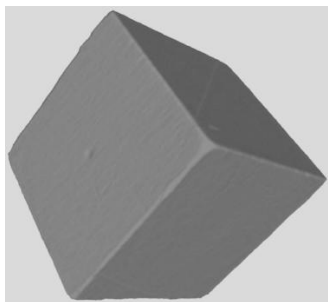
Правильные многогранники известны с древнейших времен. Их орнаментные модели можно найти на резных каменных шарах, созданных в период позднего неолита в Шотландии, как минимум за 1000 лет до Платона. В костях, которыми люди играли на заре цивилизации, уже угадываются формы правильных многогранников. В значительной мере правильные многогранники были изучены древними греками. Некоторые источники (такие как Прокл Диадок) приписывают честь их открытия Пифагору. Другие утверждают, что ему были знакомы только тетраэдр, куб и додекаэдр, а честь открытия октаэдра и икосаэдра принадлежит Теэтету Афинскому, современнику Платона. В любом случае, Теэтет дал математическое описание всем пяти правильным многогранникам и первое известное доказательство того, что их ровно пять. Правильные многогранники характерны для философии Платона, в честь которого и получили название «платоновы тела». Платон писал о них в своем трактате «Тимей» (360 г. до н. э.), где сопоставил каждую из четырех стихий (землю, воздух, воду и огонь) определенному правильному многограннику. Земля сопоставлялась кубу, воздух – октаэдру, вода – икосаэдру, а огонь – тетраэдру. Для возникновения данных ассоциаций были следующие причины: жар огня ощущается четко и остро (как маленькие тетраэдры); воздух состоит из октаэдров: его мельчайшие компоненты настолько гладкие, что их с трудом можно почувствовать; вода выливается, если ее взять в руку, как будто она сделана из множества маленьких шариков (к которым ближе всего икосаэдры); в противоположность воде, совершенно непохожие на шар кубики составляют землю, что служит причиной тому, что земля рассыпается в руках, в противоположность плавному току воды. По поводу пятого элемента, додекаэдра, Платон сделал расплывчатое замечание: «...его бог определил для Вселенной и прибегнул к нему в качестве образца». Аристотель добавил пятый элемент – эфир и постулировал, что небеса сделаны из этого элемента, но он не сопоставлял его платоновскому пятому элементу.

Напомним также, что Эйлером была выведена формула, связывающая число вершин (В), граней (Г) и ребер (Р) любого выпуклого многогранника простым соотношением:

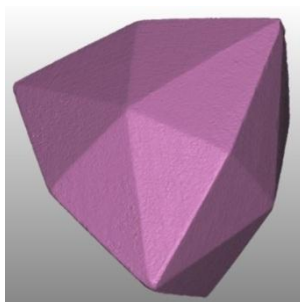
$$В + Г = Р + 2,$$

в справедливости которой легко убедиться, воспользовавшись данными табл. 4.1.

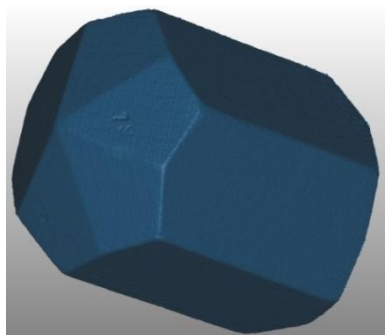
С помощью 3D-сканера Rangevision можно получить трехмерные (объемные) изображения не только сравнительно простых платоновых тел, например гексаэдра (рис. 4.2А), но и более сложных модельных фигур (рис. 4.2Б –Г).



А



Б



В



Г

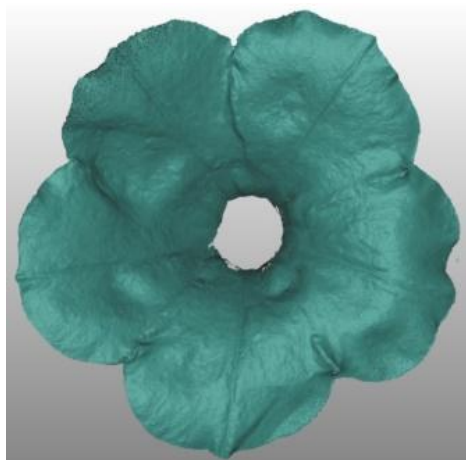
Рис. 4.2. Трехмерные изображения фигур, полученные с помощью 3D-сканера Rangevision: А – гексаэдр, Б – гексатетраэдр, В – модельная фигура, Д – игрушка

Так, показанный на рис. 4.2Б гексатетраэдр представляет собой замкнутый двадцатичетырехгранник, являющийся как бы тетраэдром, на каждой грани которого расположено шесть неправильных треугольников.

Модельная фигура, изображенная на рис. 4.2В, описывается точечной группой симметрии  $D_{3d}$  (в символике Шёнфлиса), международное обозначение  $\bar{3}m$ , с черточкой над тройкой (читается «три с чертой  $m$ »). Огранка этой фигуры образована комбинацией 18 граней, относящихся к двум простым формам, – тригонального скаленоедра (общая простая форма в группе  $D_{3d}$ , 12 граней) и гексагональной призмы (одна из частных простых форм в группе  $D_{3d}$ , 6 граней). Тригональный скаленоедр в чистом виде (как самостоятельная фигура) получился бы, если бы все грани, косо расположенные по отношению к оси третьего порядка рассматриваемой фигуры, были продолжены до полного пересечения друг с другом с образованием замкнутой фигуры. Всего таких граней 12, по 6 на обоих концах фигуры. Наличие гексагональной призмы в огранке рассматриваемой фигуры приводит к тому, что она своими гранями частично обрезает тригональный скаленоедр, оставляя от него только «шапки», соосные главной оси призмы.

Ниже на рис. 4.3–4.6 приведены изображения некоторых природных объектов<sup>49</sup>, полученные с помощью оптического 3D-сканера Rangevision.

<sup>49</sup> О природных полиэдрах см. статью Ю.Л. Войтеховского в приложении 3.



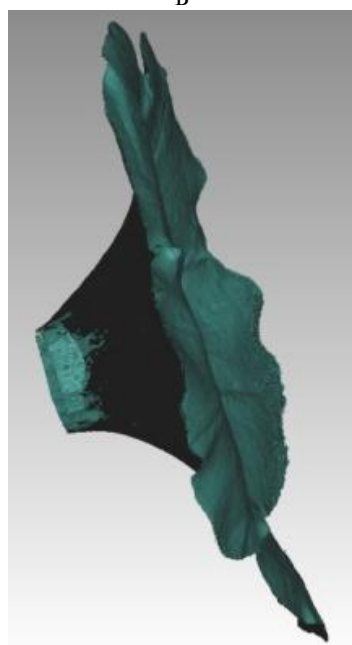
А



Б

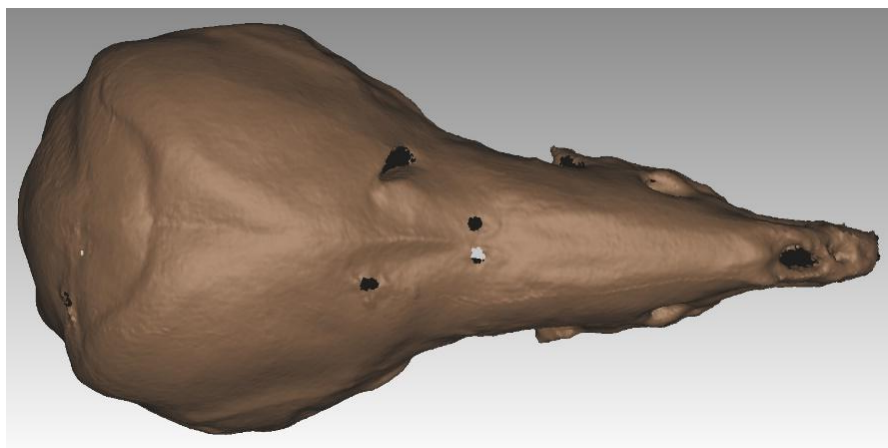


В

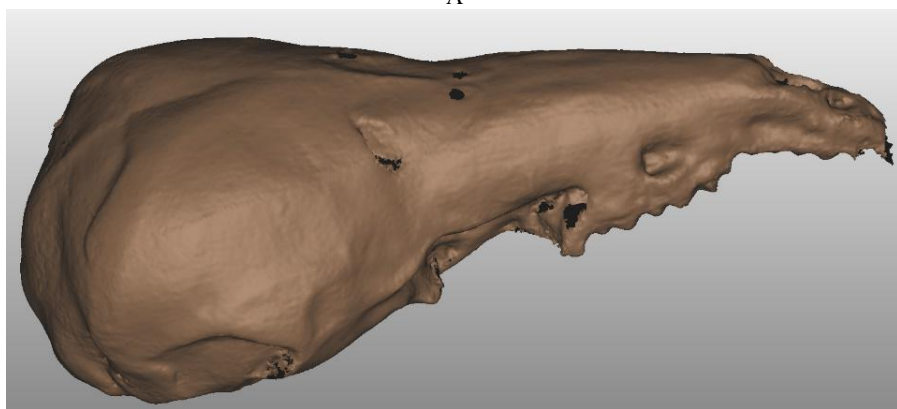


Г

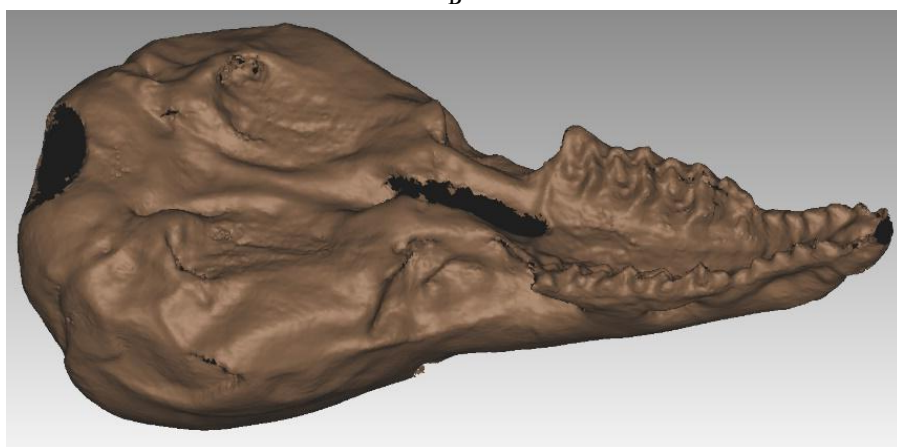
Рис. 4.3. Изображение 3D-модели венчика цветка петунии:  
А-Г – различные проекции



А



Б



В

4.4. Изображение 3D-модели черепа бурозубки обыкновенной *Sorex araneus*:  
А – дорзальная поверхность; Б – латеральная поверхность; В – вентральная поверхность

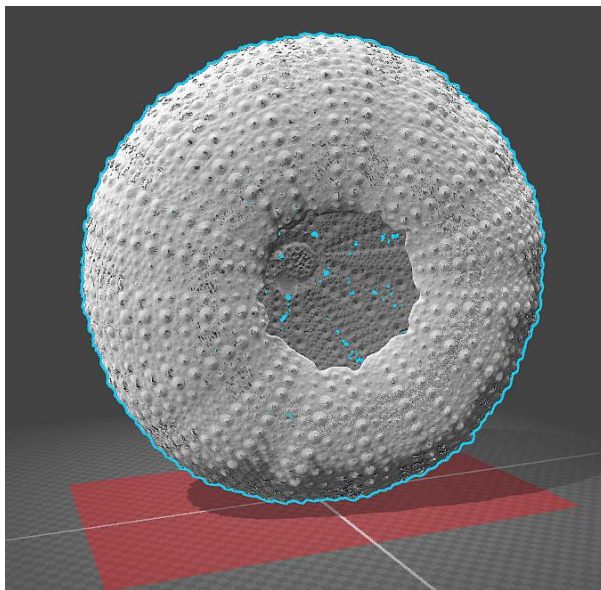
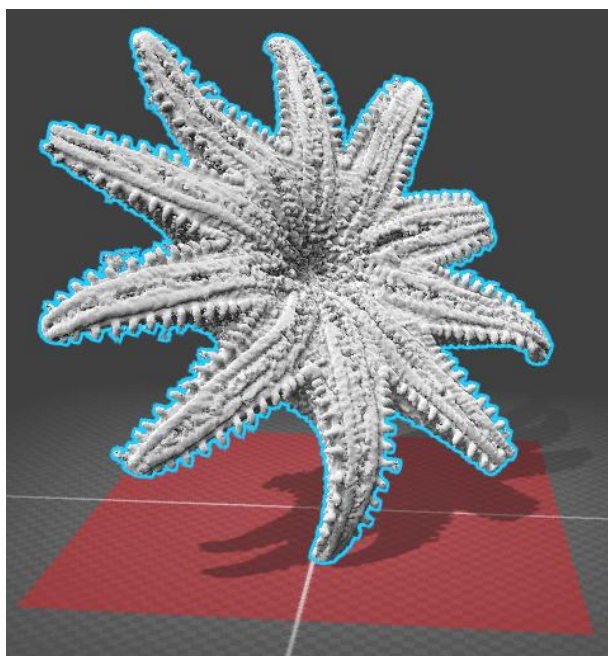


Рис. 4.5. Изображение 3D-модели скелета морского ежа  
*Strongylocentrotus sp.*



4.6. Изображение 3D-модели скелета многолучевой морской звезды  
*Crossaster papposus*

Трехмерное изображение получается от того, что наши глаза видят мир под чуть-чуть разными углами. Чтобы обмануть мозг и заставить его воспринимать плоские объекты как объемные, мы должны дать каждому глазу по своему изображению.

*Wikipedia Commons*

## 4.2. АНАЛИЗ ПСЕВДОСИММЕТРИИ 3D-ИЗОБРАЖЕНИЙ БИООБЪЕКТОВ

**П**роиллюстрируем описание технических особенностей и опций различных этапов работы программы Symmetry 3D (см. приложение 2) на конкретных объектах. Для начала возьмем одну из объемных моделей, используемых для преподавания геометрической кристаллографии в части, относящейся к точечным группам симметрии и простым формам. Рассмотрим пример модели куба, отсканированное трехмерное изображение которой показано на рис. 4.7.

Из курса кристаллографии известно, что идеальный куб обладает симметрией, описываемой точечной группой  $O_h$  (международное обозначение –  $m\bar{3}m$ ). На рис. 4.8 приведена стереографическая проекция элементов симметрии, соответствующих этой группе. В частности, можно заметить 3 оси симметрии 4-го порядка, каждая из которых проходит через центры противоположных граней куба, 4 оси 3-го порядка, проходящие через противоположные его вершины, 6 осей 2-го порядка, проходящих через середины противоположных ребер, и 9 плоскостей симметрии. Инверсия также входит в число операций симметрии куба, а ее центр совпадает с центром куба.

Откроем файл fig1.stl, содержащий данные 3D-сканирования куба, изображенного на рис. 4.7, и зададим значения ряда параметров, описанных выше, для поиска элементов псевдосимметрии и вычисления степеней псевдосимметрии для соответствующих операций (*Search for symmetry*).

Мы ограничили порядок искомых осей симметрии числом 4, поскольку для куба мы точно можем сказать, что это предельный порядок его осей симметрии.

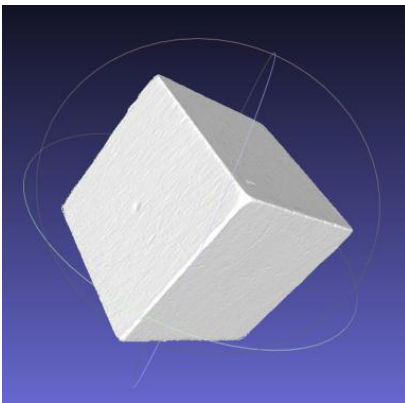


Рис. 4.7. Сканированное с реальной модели изображение куба

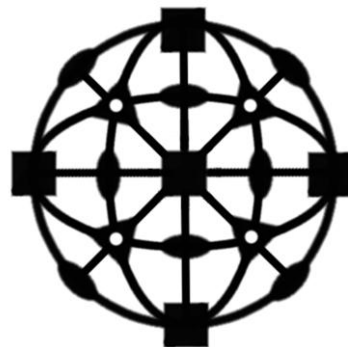


Рис. 4.8. Стереографическая проекция элементов симметрии для точечной группы  $O_h$  (описывает симметрию куба)

Понятно, что в общем случае достаточно сложного объекта надо задавать верхний порог порядка осей симметрии так, чтобы он гарантированно превышал возможную оценку этого порядка по визуальным признакам. В противном случае найденная программой группа симметрии рискует оказаться заниженной по сравнению с реальной.

После старта расчетов (*Search for symmetry*) надо обратить внимание на сообщение в нижней части окна программы (область вывода) – Note: Object is OK!, которое означает, что операция по заливке вокселями внутреннего объема объекта выполнена успешно (поверхность объекта не обладает разрывами). После успешного завершения этих расчетов можно на вкладке Parameters посмотреть ряд основных расчетных параметров объекта и оцененную программой группу его симметрии.

Description of parameter	Value of parameter
The method of calculation	Full analysis the symmetry of the object. Generalization of results: Search special directions, determines the point group of ...
The date and time of file creation	5.4.2016 12:16:1
The version of the PseudoSymmetry package core	Release of PseudoSymmetry package v. 1.3.228.0 [Monday, April 04, 2016]
The calculating device	OEM ID: 9; Architecture: x64; Number of processors: 4
The area of the object calculated by triangles	8669.9873
The minimum size of the object along X	-27.15509
The minimum size of the object along Y	-21.93669
The minimum size of the object along Z	-27.90049
The maximum size of the object along X	25.56942
The maximum size of the object along Y	28.44832
The maximum size of the object along Z	32.72565
The size of the voxels map along X	50
The size of the voxels map along Y	50
The size of the voxels map along Z	50
The scale of the voxel [st-object length]/[number...	1.45503
The volume of the map in voxels	125000
The volume of the internal part of the object excl...	14654
The volume of the border of the object (in voxels)	5834
The volume of the object (in voxels)	20498
The coordinate X for the center of mass	25.08020
The coordinate Y for the center of mass	25.40804
The coordinate Z for the center of mass	24.89984
The calculation precision of DoI	0.081032
The point group symmetry	m-3m
The number of the point group symmetry	32

Рис. 4.9. Основные расчетные параметры и группа симметрии, оцененные на этапе работы *Search for symmetry*

На рис. 4.9 в нижней части списка видно, что программа правильно определила точечную группу симметрии объекта ( $m\bar{3}m$  для куба).

Пройдя на вкладку `tab_max_val`, можно увидеть список найденных операций, относительно которых объект обладает большими степенями инвариантности, а правой кнопкой мыши можно скопировать значения компонент вектора, определяющего ориентацию элемента симметрии, для любого элемента из этого списка (рис. 4.10).



The number of the re...	Operator	Special direction, X	Special direction, Y	Special direction, Z	Special direction, Th...	Special direction, PH...	Dol	
1	inv	-0.0868	-0.0076	0.9962	-5.000	5.000	0.96	
2	mirror	0.0436	0.9982	0.0409	87.656	87.500	0.96	
3	mirror	0.2039	0.6821	0.7023	45.391	73.359	0.96	
4	mirror	0.1528	-0.7471	0.6470	49.687	281.562	0.96	
5	axis_2	0.1525	-0.7453	0.6490	49.531	281.562	0.96	
6	axis_2	0.1979	0.6789	0.7071	45.000	73.750	0.96	
7	axis_2	0.9650	-0.0421	-0.2588	105.000	-2.500	0.94	
8	axis_2	0.0436	0.9980	0.0463	87.344	87.500	0.94	
9	mirror	0.2538	-0.0505	0.9659	15.000	348.750	0.94	
10	axis_2	0.2500	-0.0494	0.9670	14.766	-11.172	0.94	
11	mirror	0.9643	-0.0329	-0.2628	105.234	-1.953	0.94	
12	inv_axis_4	-0.9649	0.0369	0.2601	74.922	177.812	0.94	
13	axis_4	0.0317	0.2535	75.312	178.125	0.94	0.94	
14	axis_4	0.0343	-0.2509	104.531	357.969	0.94	0.94	
15	inv_axis_4	0.9653	-0.0356	-0.2588	105.000	-2.109	0.94	0.94
16	mirror	0.0787	0.6114	0.6438	49.000	73.000	0.94	0.94

Рис. 4.10. Копирование компонент вектора направления для конкретного элемента симметрии (необходимо для расчета симметрограммы для этого элемента) – одной из найденных осей 4-го порядка

Соответствующие значения будут скопированы в поля Symmetrygram direction вкладки Calculation, на которой перед этим в выпадающем списке Method необходимо выбрать опцию Symmetrygram (рис. 4.11).

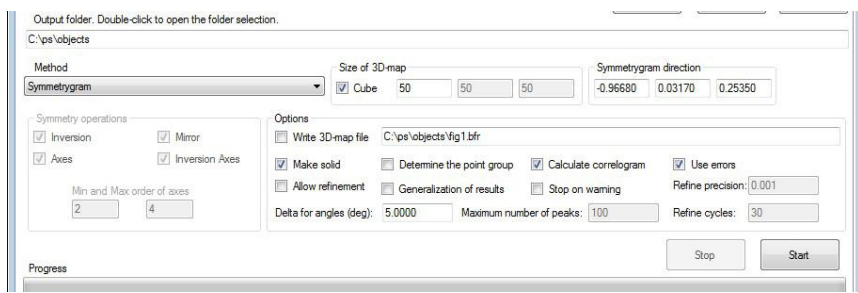


Рис. 4.11. Компоненты вектора направления для конкретного элемента симметрии (ось 4-го порядка) скопированы в поля Symmetrygram direction вкладки Calculation

При нажатии кнопки Start (рис. 4.11) начнется расчет симметрограммы и коррелограммы (при включенной опции Calculate correlogram).

Открыв файл, содержащий рассчитанные данные симметрограммы и коррелограммы, и пройдя на вкладку tab\_symgm, можно увидеть данные симметрограммы в табличной форме (рис. 4.12).

На симметрограмме (рис. 4.13) видно три промежуточных ярко выраженных максимума, соответствующих углам поворотов на 90°, 180° и 270° вокруг выбранной оси, а также единичный (главный) максимум при 0° (или 360°), соответствующий тождественному преобразованию объекта. Это позволяет утверждать, что выбранное для построения этой симметрограммы направление является осью псевдосимметрии 4-го порядка. Если бы исследуемый объект был идеальным кубом и сканировался с предельно возможной точностью, то промежуточные максимумы псевдосимметрии на рис. 4.13 стремились бы к 1.

3D Symmetry3D

File ?

Target device: CPU    CUDA-device:

Calculation   Parameters   tab\_symgm   tab\_corelogram   Symmetrygram   Corelogram

The symmetrygram  
Step on angles is 5.0000deg.

The number of the re...	The rotation angle	Special direction, X	Special direction, Y	Special direction, Z	Special direction, Th...	Special direction, Phi...	Dol
1	0.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	1.00(8)
2	5.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.92(7)
3	10.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.83(6)
4	15.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.80(6)
5	20.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.76(6)
6	25.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.73(5)
7	30.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.70(5)
8	35.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.69(5)
9	40.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.68(5)
10	45.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.67(5)
11	50.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.68(5)
12	55.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.69(5)
13	60.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.70(5)
14	65.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.72(5)
15	70.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.76(6)
16	75.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.79(6)
17	80.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.84(6)
18	85.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.90(7)
19	90.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.94(7)
20	95.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.90(7)
21	100.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.84(6)
22	105.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.80(6)
23	110.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.75(6)
24	115.00	-0.9668	0.0317	0.2535	75.315	178.122	0.72(5)

Рис. 4.12. Табличные данные симметрограммы модели куба для одной из осей 4-го порядка

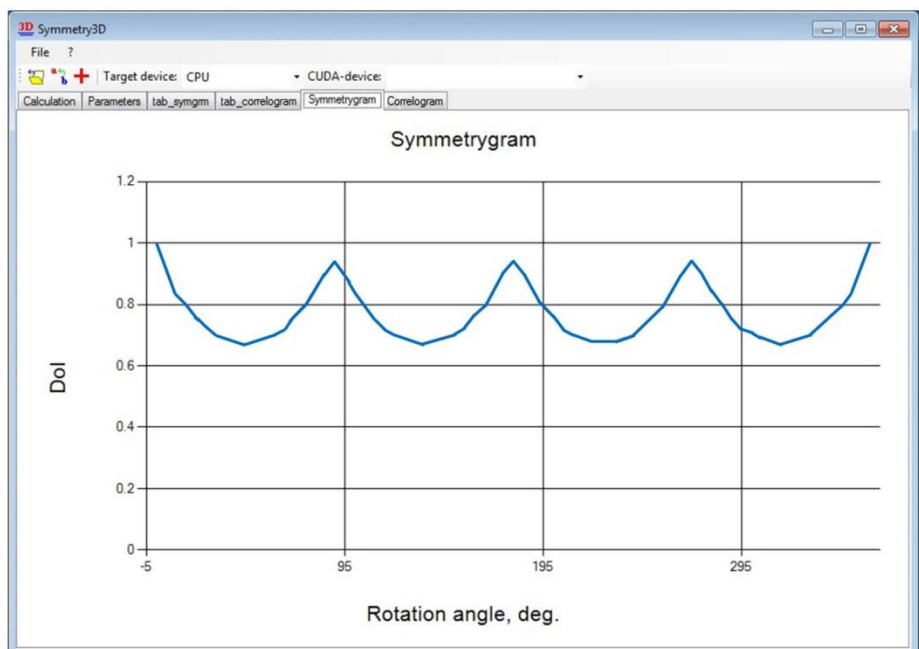


Рис. 4.13. График симметрограммы модели куба для одной из осей 4-го порядка

Аналогичная картина симметрограммы для одной из найденных осей псевдосимметрии 3-го порядка нашей модели куба выглядит, как показано на рис. 4.14.

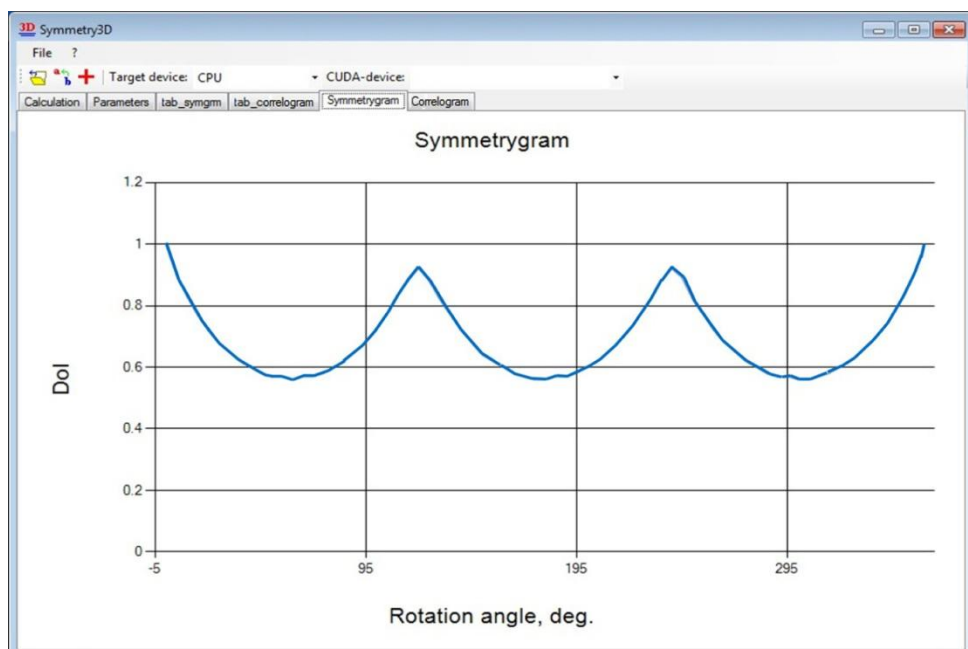


Рис. 4.14. График симметрограммы модели куба для одной из осей 3-го порядка

В качестве еще одного кристаллографического примера можно рассмотреть объект на рис. 4.15.

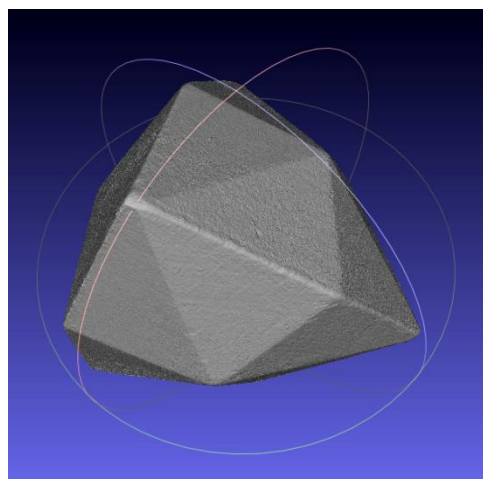


Рис. 4.15. Сканированное с реальной модели изображение гексатетраэдра

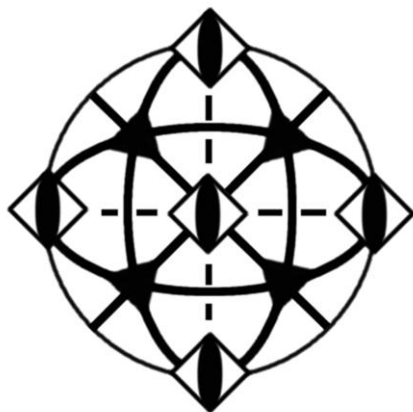


Рис. 4.16. Стереографическая проекция элементов симметрии для точечной группы  $T_d (\bar{4} 3m)$

Гексатетраэдр, сканированное изображение реальной модели которого приведено на рис. 4.15, является одной из простых форм кубических кристаллов для группы симметрии  $T_d$  (международное обозначение –  $\bar{4} 3m$ ). На рис. 4.16 приведена стереографическая проекция элементов симметрии, соответствующих этой группе.

На рис. 4.16 присутствуют 3 зеркально-поворотных оси 4-го порядка, 4 оси 3-го порядка, 6 плоскостей симметрии. Центра инверсии нет. Программа Symmetry 3D также правильно определяет группу симметрии модели гексатетраэдра. На рис. 4.17 обобщены результаты симметрологического анализа модельных объектов.

Следует отметить, что, несмотря на достаточно высокую степень автоматизации выполняемых программой Symmetry 3D действий, к каждому изучаемому объекту исследователь должен подходить внимательно. Результаты работы программы могут зависеть от качества сканирования объекта, от выбранной плотности вокселей (Size of 3D-map) и ряда других стартовых параметров. Объект может обладать нетривиальной формой – иногда его можно представить как наложение друг на друга отдельных частей, обладающих своей индивидуальной симметрией (симметрия объекта в целом будет в общем случае другой), или обладать сглаженной формой, без ярко выраженных особенностей, различие которых будет дополнительно скрадываться при сканировании. Это может приводить к тому, что программа будет иногда «неверно» определять группу симметрии (псевдосимметрии) объекта, что можно воспринимать не как ее принципиальный недостаток, а как особый тип погрешности «эксперимента». Вывод состоит в том, что пользователь программы должен экспертно подходить к анализу выдаваемых ею результатов, внимательно сопоставлять найденные программой элементы псевдосимметрии и величины степеней псевдосимметрии для них (в том числе симметрограммы) с реальной формой объекта с целью корректного определения группы псевдосимметрии, максимально полно характеризующей его особенности.

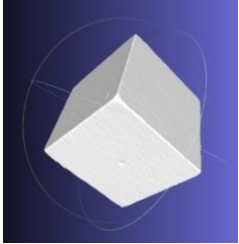
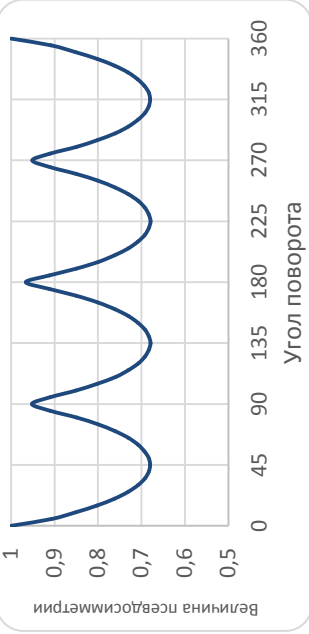
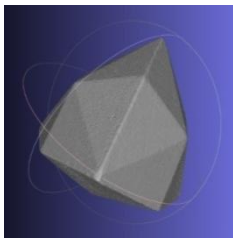
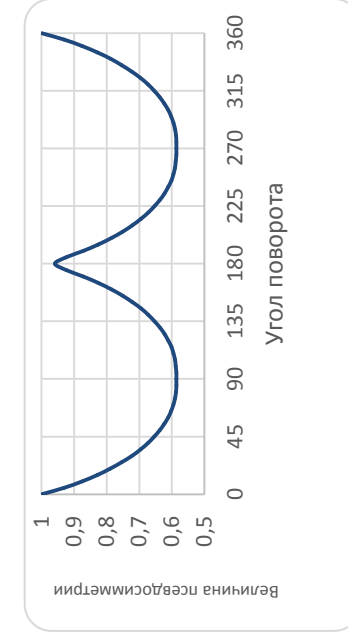
Фигура	Симметрограмма	Точечная группа симметрии	Основной (по степени псевдосимметрии) элемент симметрии с максимальным порядком
 <p>Куб</p>		$m\bar{3}m$	<p>Axis 4 ось 4-го порядка</p>
 <p>Гексаэдр</p>		$\bar{4} 3m$	<p>Inv axis 4 инверсионная ось 4-го порядка</p>

Рис. 4.17. Симметрологические параметры модельных объектов

Для иллюстрации применимости описанного инструментария (программа Symmetry 3D) к биологическим объектам рассмотрим два примера – орхидею башмачок (*Cypripedium*) и многолучевую морскую звезду (*Crossaster ramosus*).



Рис. 4.18. Орхидея башмачок (*Cypripedium*), фото

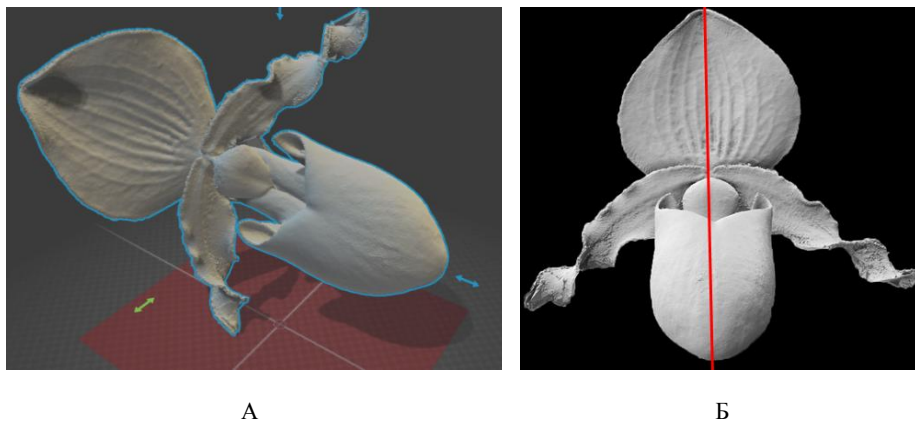


Рис. 4.19. Орхидея башмачок (*Cypripedium*): А – изображение 3D-модели цветка, формируемое при сканировании; Б – фронтальное изображение 3D-модели цветка, красная линия – плоскость зеркальной симметрии, перпендикулярна плоскости изображения

Цветок орхидеи башмачок (*Cypripedium*), изображения которого приведены на рис. 4.18 и рис. 4.19А, очевидно, псевдосимметричен относительно отражения в вертикальной плоскости (рис. 4.19Б). Посмотрим, какой результат дает программа Symmetry 3D применительно к этому объекту (рис. 4.20).

The screenshot shows the Symmetry3D software window. At the top, there is a menu bar with 'File' and a question mark. Below it, there are icons for file operations and a status bar showing 'Target device: CPU' and 'CUDA-device:'. The main area contains a table with two columns: 'Description of parameter' and 'Value of parameter'.

Description of parameter	Value of parameter
The method of calculation	Full analysis the symmetry of the object; Generali...
The date and time of file creation	6.4.2016 10:0:12
The version of the PseudoSymmetry package core	Release of PseudoSymmetry package v. 1.3.23...
The calculating device	OEM ID: 9; Architecture: x64; Number of proces...
The area of the object calculated by triangles	4213.6831
The minimum size of the object along X	-23.84873
The minimum size of the object along Y	-20.22408
The minimum size of the object along Z	-28.29960
The maximum size of the object along X	19.52604
The maximum size of the object along Y	27.30970
The maximum size of the object along Z	18.77286
The size of the voxels map along X	50
The size of the voxels map along Y	50
The size of the voxels map along Z	50
The scale of the voxel [stl-object length]/[number...	1.14081
The volume of the map in voxels	125000
The volume of the internal part of the object excl...	0
The volume of the border of the object (in voxels)	3751
The volume of the object (in voxels)	3751
The coordinate X for the center of mass	24.70008
The coordinate Y for the center of mass	24.76859
The coordinate Z for the center of mass	25.45801
The calculation precision of DoI	0.415223
The point group symmetry	m
The number of the point group symmetry	4

Рис. 4.20. Программа Symmetry 3D определяет группу симметрии для цветка орхидей башмачок (*Cypripedium*) как  $m$  (международное обозначение), см. строчку The point group symmetry в приведенном списке

Следует обратить внимание, что значение The calculation precision of DoI (Погрешность расчетов) по этому объекту составляет ~40%. Это связано с тем, что была установлена низкая детализация, а объект имеет развитую (сложную) поверхность. В этом случае для сложных поверхностей даже увеличения детализации в 2 раза может не хватить для приемлемой погрешности 5%.

Из рис. 4.20 видно, что, как и ожидалось, программа Symmetry 3D определяет группу симметрии для цветка орхидеи башмачок (*Cypripedium*) как  $m$  (международное обозначение). По Шёнфлису эта группа симметрии обозначается через  $C_s$ , а соответствующее групповое множество имеет очень простой вид  $\{e, m\}$ . Из рис. 4.21 следует, что степень псевдосимметрии (DoI) максимальна для отражения рассматриваемого объекта относительно этой плоскости и равна 0,6 (первая строчка таблицы в колонке DoI). Можно заметить на этом же рисунке, что для всех остальных проанализированных программой преобразований степень инвариантности лежит от 0,19 и ниже. Последнее обстоятельство означает, что группой симметрии, которой оптимально характеризуется псевдосимметрия этого объекта, как и ожидалось по изображению на рис. 4.19Б, является именно  $C_s$ . Еще раз можно отметить, что, помимо определения группы (здесь результат был пред-

скажем), мы получили для конкретного экземпляра объекта количественную оценку степени его инвариантности относительно соответствующей операции (отражения), что дает возможность сравнивать его с другими экземплярами этого вида. Заметим, что степень псевдосимметрии 3D-модели цветка орхидеи DoI=0,60 ниже, чем степень псевдосимметрии 2D-модели этого же объекта, полученная с помощью пакета программ BioPs и равная  $\eta_b=0,93$ . И в том, и в другом случае объект приблизительно описывается группой симметрии  $C_s$ , однако сложная пространственная геометрия цветка, выявляемая при анализе 3D-модели, понижает степень зеркальной псевдосимметрии, по сравнению с относительно простой плоской 2D-моделью.

The number of the re...	Operator	Special direction, X	Special direction, Y	Special direction, Z	Special direction, Th...	Special direction, Phi...	DoI
1	mirror	-0.0890	-0.5392	0.8375	33.125	260.625	0.6(2)
2	axis_12	0.9726	0.0849	0.2164	77.500	4.590	0.19(7)
3	axis_12	-0.9795	-0.0776	-0.1857	100.703	184.531	0.19(7)
4	mirror	-0.2313	0.6144	0.7543	41.035	110.625	0.16(6)
5	axis_12	-0.8880	0.4112	0.2058	78.125	155.156	0.15(6)
6	mirror	-0.1683	0.9621	0.2148	77.698	99.922	0.15(6)
7	mirror	-0.2007	0.0320	0.9791	11.729	170.937	0.15(6)
8	mirror	0.0966	-0.9805	0.1713	80.137	275.625	0.14(6)
9	mirror	-0.1830	-0.1830	0.9659	15.000	225.000	0.14(6)
10	axis_7	0.9675	0.1267	0.2178	77.422	7.578	0.14(5)
11	axis_7	-0.9749	-0.1085	-0.1944	101.211	186.348	0.14(5)
12	mirror	-0.2320	0.2968	0.5263	22.129	128.008	0.14(5)
13	axis_5	0.9709	0.1224	0.2058	78.125	7.188	0.13(5)
14	axis_5	-0.9718	-0.1283	-0.1978	101.406	187.520	0.13(5)
15	mirror	-0.2188	0.7822	0.5833	54.316	105.625	0.13(5)

Рис. 4.21. В списке преобразований, для которых программа Symmetry 3D определила степени инвариантности для цветка орхидеи башмачок (*Cypripedium*), на первом месте идет отражение относительно плоскости (п.1 – mirror)

Второй пример – многолучевая морская звезда (*Crossaster papposus*), изображение которой приведено на рис. 4.22.

На рис. 4.22 видно, что количество лучей звезды – 10, причем углы между ними приблизительно одинаковы. Это позволяет предположить значительную степень ее псевдосимметрии относительно поворотов вокруг оси, проходящей через центр звезды перпендикулярно ее плоскости, на углы, кратные 36 градусов. Собственно лучи, если пренебречь совсем уж тонкими их особенностями, приблизительно зеркально-симметричны относительно плоскостей, сходящихся к центру звезды и делящих каждый из них пополам (таких плоскостей 5). Сочетание указанных обстоятельств приводит также к заметной псевдосимметрии по отношению к отражениям относительно плоскостей,

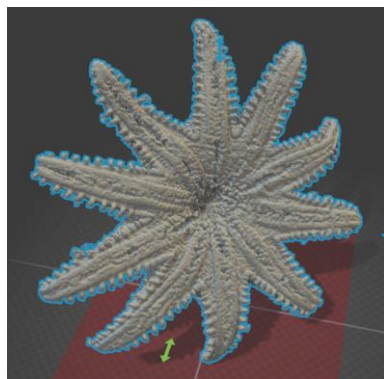


Рис. 4.22. Многолучевая морская звезда (*Crossaster papposus*) – изображение, формируемое при сканировании



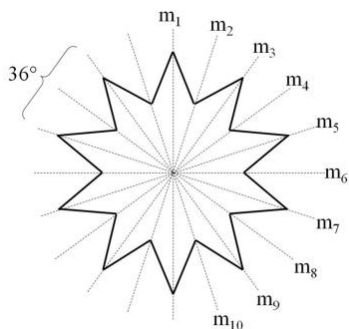


Рис. 4.23. Правильная 10-лучевая звезда, с точечной симметрией, описываемой группой  $C_{10v}$

диагональных по отношению к парам смежных плоскостей псевдосимметрии самих лучей (таких плоскостей тоже 5).

Полностью симметричным геометрическим аналогом рассматриваемого объекта является правильная десятилучевая звезда, изображенная на рис. 4.23.

Программа Symmetry 3D дает на рис. 4.24 следующую таблицу результатов для операций, направления которых приведены к каноническому виду (см. опцию *Generalization of results* в описании программы), для исходного объекта (рис. 4.22).

Видно, что приведенные на рис. 4.24 операции не противоречат группе  $C_{10v}$ . Действительно, в этом списке можно

заметить десять позиций типа *mirror*, что соответствует десяти плоскостям зеркальной симметрии для идеальной звезды на рис. 4.23 и аналогично расположенным по отношению к реальной звезде (рис. 4.22) десяти плоскостям ее зеркальной псевдосимметрии.

Симметрограмма для морской звезды *Crossaster papposus* относительно поворотной оси 10-го порядка приведена на рис. 4.25 и имеет 9 локальных максимумов для углов поворота от  $36^\circ$  до  $324^\circ$  с шагом  $36^\circ$ , плюс еще один тривиальный максимум, соответствующий тождественному преобразованию (отсутствию поворота, то есть повороту на  $0^\circ$  или  $360^\circ$ , и потому единичному значению степени псевдосимметрии объекта).

The number of the re...	Operator	Special direction, X	Special direction, Y	Special direction, Z	Special direction, Th...	Special direction, Phi...	DoI
1	mirror	0.9999	-0.0000	-0.0171	90.981	-0.000	0.72(13)
2	mirror	0.9493	0.3145	-0.0027	90.153	18.328	0.72(12)
3	mirror	-0.0204	0.9990	0.0386	87.786	91.167	0.71(12)
4	mirror	-0.9522	0.3050	0.0183	88.954	162.237	0.69(12)
5	axis_2	0.0141	-0.0274	0.9995	1.764	-62.787	0.68(12)
6	mirror	0.3026	0.9530	0.0160	89.086	72.381	0.68(12)
7	axis_10	0.0000	0.0000	1.0000	0.000	0.000	0.68(12)
8	mirror	-0.3137	0.9493	0.0189	88.920	108.285	0.67(12)
9	axis_10	-0.0172	0.0105	-0.9998	178.844	148.615	0.67(12)
10	mirror	0.5549	0.8319	0.0036	89.797	56.299	0.67(12)
11	mirror	0.8042	0.5944	0.0051	89.709	36.467	0.67(12)
12	mirror	-0.5996	0.7998	0.0265	88.482	126.858	0.65(11)
13	axis_5	0.0170	-0.0175	0.9997	1.399	-45.776	0.65(11)
14	mirror	-0.8189	0.5735	0.0216	88.763	144.996	0.65(11)

Рис. 4.24. Список отобранных программой операций псевдосимметрии и вычисленные для них степени псевдосимметрии для морской звезды *Crossaster papposus*

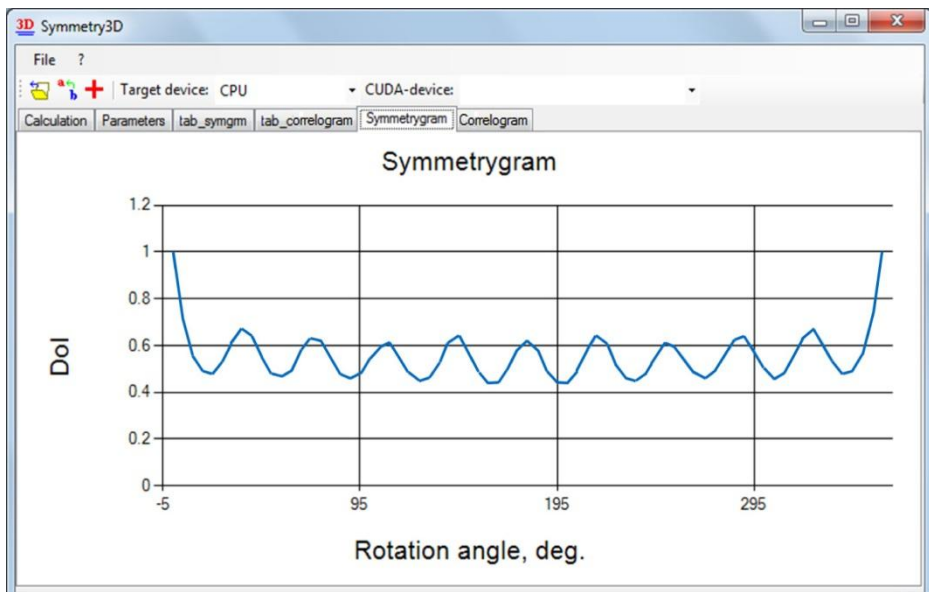


Рис. 4.25. Симметрограмма для морской звезды *Crossaster papposus* относительно поворотной оси 10-го порядка

#### **4.3. АНАЛИЗ АСИММЕТРИИ ФОРМЫ ТРЕХМЕРНЫХ БИОБЪЕКТОВ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ**

**Г**еометрическая морфометрия – это совокупность методов, используемых для изучения сходства/различия формы морфологических объектов без учета их размеров. Она разрабатывалась как особый аналитический инструмент, позволяющий решить давнюю фундаментальную проблему биологических исследований – разграничения изменчивости формы и размеров морфологических объектов. Основные идеи геометрической морфометрии были сформулированы в начале 80-х годов XX века, и прогрессом эта область во многом обязана стремительному развитию вычислительной техники (Павлинов, Микешина, 2002; Mitteroecker, Gunz, 2009; Adams, Otárola-Castillo, 2013).

Являясь по сути дела биологическим методом, геометрическая морфометрия в значительной степени математизирована, т.к. идея ее создания потребовала разработки целого математического аппарата, основанного на алгебраических методах многомерного анализа координат меток, в совокупности описывающих конфигурацию морфологических объектов.

Предметом изучения геометрической морфометрии является форма объекта. Под формой понимается некое математическое представление конфигурации (геометрии) реального морфологического объекта, инвариантное относительно его размеров, ориентации и положения в пространстве. Форма объекта, как и сам объект, может характеризоваться псевдосимметрией и описываться в терминах соответствующего математического аппарата. В частности, в прикладных исследованиях часто рассматриваются такие характеристики билатерально-симметричных объектов, как направленная и флуктуирующая асимметрия.

Необходимо отметить, что применительно к псевдосимметрии формы выделяют два типа: симметрию соответствия и симметрию объекта. Симметрия соответствия имеет место, когда есть две копии структуры (правая и левая), строго соответствующие друг другу (например, конечности членистоногих и позвоночных, крылья насекомых и т.п.). Симметрия объекта наблюдается в случае, когда структура изучается вместе с осью симметрии (например, череп млекопитающих, листовая пластинка растений и т.п.). Четкой границы между этими типами нет, поскольку всегда можно получить информацию о правой и левой частях структуры и рассматривать их отдельно и независимо. Однако в этом случае мы теряем важную и полезную информацию о положении оси симметрии.

В соответствии же с характером варьирования в пределах совокупности объектов выделяют направленную и флуктуирующую асимметрию. Под направленной асимметрией понимаются систематические отличия в форме правой и левой структур. Флуктуирующая асимметрия представляет собой незначительные ненаправленные отклонения формы от симметричного состояния. В исследованиях формы чаще всего имеют место оба вида асимметрии, когда флуктуирующая асимметрия накладывается на направленную. В этом случае флуктуирующая

асимметрия определяется как отклонения не от симметричного состояния, а от средних отличий между правой и левой структурами.

Типичным применением флуктуирующей асимметрии является ее использование в качестве меры нестабильности развития, которая может отражать как неблагоприятные условия окружающей среды, где происходило развитие организма, так и неблагоприятную наследственную составляющую (генотип). В частности, разработан метод мониторинга состояния окружающей среды на основе показателей флуктуирующей асимметрии. При этом предполагается, что генотипическая составляющая нестабильности развития в природных популяциях примерно одинакова, а различия в уровне флуктуирующей асимметрии отражают разницу в условиях среды (чем выше асимметрия, тем менее благоприятны условия).

Исходными данными для анализа формы служит совокупность декартовых координат меток. Под метками понимаются характерные точки на поверхности объекта, определяемые с той или иной степенью однозначности. В идеальном случае при выборе меток на поверхности объекта должен соблюдаться принцип гомологичности, т.е. одни и те же метки на одном объекте должны быть взаимно однозначно соотнесены с метками на другом и расположены в строго определенных местах и порядке, являющихся в полном смысле слова «одними и теми же» (Павлинов, 2001).

При выборе меток следует руководствоваться следующими критериями: 1) метки должны быть расположены на гомологичных анатомических структурах; 2) метки должны быть расположены по определенной схеме с сохранением местоположения друг относительно друга; 3) конфигурация меток должна достаточно подробно описывать форму морфологической структуры; 4) расположение меток должно быть однозначно приурочено к четким ориентирам на поверхности морфологического объекта (Zelditch et al., 2004).

Выбор однозначно гомологичных меток на поверхности объекта, соответствующих всем перечисленным критериям, возможен не всегда, поэтому часто приходится руководствоваться не только биологическими соображениями, но и геометрическими, то есть использовать такое количество меток, которое наиболее полно характеризует форму морфологического объекта, не всегда следуя их соответствию критериям гомологии. В соответствии с этим метки на поверхности объекта делятся на несколько типов (Павлинов, 2001):

- метки типа I расставляются по принципу биологической гомологии в наиболее характерных местах (на участках пересечения жилок на крыле насекомого или в местах крепления определенных сухожилий на кости и т.д.);

- метки типа II расставляются не только по биологическому принципу, но с учетом геометрических характеристик объекта. Эти метки ставятся в точках наибольшей кривизны какого-либо контура (например, поверхности листа);

- метки типа III расставляются почти исключительно следуя геометрическим соображениям. Они помещаются в каких-либо экстремальных точках контура кривой (например, на концах диаметра окружности);

- контурные точки (outline points), или полуметки (semilandmarks), расставляются в соответствии с заданным алгоритмом вдоль контура, не имеющего каких-либо однозначно сопоставимых точек. Данный тип меток применяется в ситуации, когда строгая фиксация меток невозможна из-за отсутствия четких ориентиров. Эквивалентность устанавливается между всей последовательностью точек, описывающих кривизну контура, и достигается тем, что число полуметок одинаково на всех сравниваемых контурах, первая и последняя из которых строго

фиксируются в определенных местах. Для работы с конфигурациями полуметок применяются отдельные аналитические методы.

В своей совокупности метки формируют пространственную конфигурацию, описывающую структуру формы морфологического объекта в той или иной степени подробно в зависимости от количества меток.

Описанием объекта служит матрица размером  $p \times k$ , где  $p$  – число меток,  $k$  – размерность объекта как физического тела (2 – для плоских объектов, 3 – для трехмерных). Исходные координаты несут в себе помимо информации о конфигурации объекта данные о размере, повороте и положении объекта относительно определенной точки отсчета. Поэтому первым шагом на пути анализа формы объектов является переход к координатам, несущим данные только о форме (взаимном положении меток) сравниваемых морфологических объектов, – так называемым переменным формы.

Совокупность процедур, посредством которых достигается преобразование исходных координат меток в переменные формы, называется прокрустовым анализом или прокрустовым наложением (Claude, 2008). Суть этих процедур сводится к тому, что конфигурации совокупности объектов масштабируются и накладываются друг на друга таким образом, чтобы разброс соответствующих меток был в определенном смысле наименьшим.

Базовой процедурой является так называемый обычный прокрустов анализ (ordinary procrustes analysis), обеспечивающий оптимальное наложение одной конфигурации меток на другую. Таким образом, этот вид анализа применяется к паре конфигураций, одна из которых принимается за основу и обычно называется эталоном, к которому приводится вторая конфигурация.

Процедура прокрустова наложения сводится к трем этапам: (1) центрирование, (2) масштабирование, (3) вращение.

Центрирование состоит из двух процедур: вычисления координат центроида и приведения центроида к началу координат. Под центроидом понимается геометрический центр конфигурации меток, поэтому его координаты вычисляются просто как среднее значение соответствующих координат меток. Введем следующие обозначения:  $\mathbf{M}$  – матрица размером  $p \times k$ , каждая из  $p$  строк которой содержит координаты меток. Элементы этой матрицы будем обозначать  $M_{ij}$ , где индексы  $i$  и  $j$  отвечают номерам строк и столбцов соответственно. Таким образом, элемент  $M_{52}$  представляет собой вторую координату пятой метки. Вся матрица  $\mathbf{M}$  представляет собой полное описание изучаемого объекта.

Координаты центроида вычисляются следующим образом:

$$C_j = \frac{1}{p} \sum_{i=1}^p M_{ij},$$

где  $C_j$  –  $j$ -я координата центроида. Приведение центроида к началу координат сводится к вычитанию из исходных координат меток соответствующих координат центроида:

$$Mc_{ij} = M_{ij} - C_j,$$

где  $Mc_{ij}$  – элемент матрицы центрированных координат  $\mathbf{Mc}$ . Смысл процедуры центрирования заключается в перемещении центроида конфигурации в начало координат.

Следующий этап прокрустова наложения – масштабирование. Эта процедура также состоит из двух этапов – вычисления центроидного размера и приведения

его к единице. Под центроидным размером понимается квадратный корень от суммы квадратов расстояний меток до центроида. Центроидный размер является мерой размера всей конфигурации меток. Он не зависит от положения и вращения конфигурации и может быть вычислен как на основе исходных координат  $\mathbf{M}$ , так и с использованием центрированных координат  $\mathbf{M}_c$ :

$$sc_M = \sqrt{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^k (M_{ij} - C_j)^2} = \sqrt{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^k M_{ij}^2}.$$

Легко видеть, что вторая формула существенно проще и представляет собой квадратный корень из суммы квадратов центрированных координат.

Приведение центроида к единице сводится к делению центрированных координат на центроидный размер:

$$Ms_{ij} = \frac{M_{ij}}{sc_M}.$$

После выполнения процедуры масштабирования полученная конфигурация координат  $\mathbf{M}_s$  имеет единичный центроидный размер, при этом сам центроид располагается в начале координат.

Последний и главный этап прокрустового наложения – вращение конфигураций вокруг начала координат таким образом, чтобы минимизировать сумму квадратов расстояний между соответствующими метками. Минимизация указанной суммы достигается за счет использования метода наименьших квадратов. Непосредственный алгоритм вычислений основан на применении матричной алгебры и здесь не приводится. Однако совершенно необходимо отметить одно важное обстоятельство. Дело в том, что существует две версии процедуры вращения. Первая версия осуществляет исключительно вращение одной из конфигураций относительно второй и минимизирует сумму квадратов отклонений. При этом оказывается, что если к процедуре вращения добавить дополнительную процедуру масштабирования, то можно увеличить соответствие одной конфигурации меток другой и таким образом уменьшить минимизируемую функцию. Естественно, при использовании этого метода изменится центроидный размер второй конфигурации, но за счет этого будет достигнуто максимальное соответствие. Вариант анализа, использующий первую версию вращения без дополнительного масштабирования, называется частичным прокрустовым наложением. Вариант же, использующий вторую версию с дополнительным вращением, называется полным прокрустовым наложением.

Рассмотрим теперь алгоритм оптимального наложения совокупности конфигураций, когда мы имеем дело не с парой объектов, а с множеством. Эта процедура называется обобщенным прокрустовым анализом (generalized procrustes analysis). В описанном выше обычном прокрустовом наложении участвовали две конфигурации, одна из которых служила эталоном. При работе более чем с двумя конфигурациями основная сложность заключается в определении общего эталона, к которому будет приводиться вся совокупность конфигураций. Наиболее очевидным решением является использование некой усредненной конфигурации, которую обычно называют средней формой. Для совокупности  $n$  конфигураций  $\mathbf{M}^{(1)}, \mathbf{M}^{(2)}, \dots, \mathbf{M}^{(n)}$  координаты средней формы вычисляются как среднее арифметическое соответствующих координат:

$$\overline{M}_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{u=1}^n M_{ij}^{(u)} .$$

Обобщенный прокрустов анализ осуществляет наложение совокупности конфигураций друг на друга таким образом, чтобы сумма квадратов расстояний между соответствующими метками для всех пар конфигураций была минимальной. Общий алгоритм заключается в следующем:

1. Для каждой исходной конфигурации  $\mathbf{M}$  рассчитывается центрированная и масштабированная конфигурация  $\mathbf{Ms}$ .
2. Для каждой из конфигураций путем обычного прокрустового анализа осуществляется ее наложение на среднюю форму, рассчитанную по всей совокупности конфигураций, за исключением данной.
3. Для каждой пары обновленных конфигураций рассчитывается сумма квадратов расстояний между соответствующими метками  $Q$ .
4. Шаги 2 и 3 повторяются до тех пор, пока  $Q$  не может быть далее минимизирована (алгоритмически для этого задается порог сходимости и итерирование прекращается, когда разница значений  $Q$  между последовательными итерациями становится меньше этого порога).

Для ускорения сходимости иногда на первой итерации в качестве эталона используется не средняя форма, а одна из конфигураций (чаще всего первая).

В зависимости от того, какой из вариантов обычного прокрустового наложения используется, процедура наложения совокупности конфигураций называется полным либо частичным обобщенным прокрустовым наложением.

В результате обобщенного прокрустового анализа каждый объект описывается конфигурацией центрированных, масштабированных и повернутых меток, координаты которых содержатся в матрице  $\mathbf{Mr}$ .

Мерой расстояния между формами является так называемое прокрустово расстояние, рассчитываемое как квадратный корень из суммы квадратов расстояний между соответствующими метками:

$$d_p = \sqrt{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^k (Mr_{ij}^{(1)} - Mr_{ij}^{(2)})^2} .$$

Исследования асимметрии формы основаны на сопоставлении двух конфигураций меток для каждого объекта. В случае симметрии соответствия такую пару составляют конфигурации, описывающие правую и левую структуры, а в случае симметрии объекта это исходная и отображенная относительно оси симметрии конфигурация. В последнем случае процедура отображения состоит из двух этапов: сначала меняется знак одной из координат всех меток, не лежащих на оси симметрии, затем полученные таким образом координаты меток, лежащих справа и слева от оси симметрии, меняются местами.

Для подробного изучения асимметрии формы в выборке объектов применяется процедура, называемая прокрустовым дисперсионным анализом (procrustes ANOVA), которая позволяет делать количественные выводы о присутствии статистически значимой направленной и флуктуирующей асимметрии (Klingenberg, McIntyre, 1998). Эта процедура аналогична традиционному двухфакторному дисперсионному анализу (с факторами: объект и сторона), который применяется в исследованиях флуктуирующей асимметрии размера структур (Palmer, Strobeck, 1986). В этом виде анализа значимость эффекта фактора «объект» означает наличие внутривидовой изменчивости признака (выявляется практически все-

гда), значимость эффекта фактора «сторона» означает наличие направленной асимметрии, а значимость эффекта взаимодействия между факторами «объект» и «сторона» указывает на присутствие флуктуирующей асимметрии. Эффект взаимодействия может быть оценен только в случае наличия повторных измерений объектов (правая и левая структуры измерены несколько раз), что позволяет отделить собственно флуктуирующую асимметрию от ошибки измерения, которая также проявляется в виде небольших ненаправленных отклонений.

В процедуре прокрустова дисперсионного анализа суммы квадратов отклонений рассчитываются для каждой из координат каждой из меток, а затем суммируются, при этом соответствующие числа степеней свободы одномерного анализа умножаются на размерность пространства форм, которая составляет  $2p - 4$  для двумерных данных и  $3p - 7$  для трехмерных. Статистический анализ эффектов в прокрустовом дисперсионном анализе обычно основан на перестановочной процедуре, позволяющей не делать сложно проверяемых предположений о характере распределения конфигураций меток (Klingenberg et al., 2002).

После анализа характера асимметрии для каждого объекта рассчитывается мера флуктуирующей асимметрии. В случае если направленная асимметрия отсутствует, мерой флуктуирующей асимметрии является прокрустово расстояние между правой и левой конфигурациями меток при анализе симметрии соответствия и между исходной и отображенной конфигурациями при анализе симметрии объекта. Если же статистически значимая направленная асимметрия выявлена, при расчете меры флуктуирующей асимметрии каждого объекта делается поправка на средние популяционные отличия между правой и левой стороной по каждой из координат каждой из меток:

$$FA^{(u)} = \sqrt{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^k \left( Mr_{ij}^{(R)(u)} - Mr_{ij}^{(L)(u)} - DA_{ij} \right)^2},$$

где  $DA_{ij}$  – компонента направленной асимметрии, вычисляемая как среднее популяционное отличие между координатами для правой и левой (исходной и отображенной) конфигураций:

$$DA_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{u=1}^n \left( Mr_{ij}^{(R)(u)} - Mr_{ij}^{(L)(u)} \right).$$

Индивидуальные значения флуктуирующей асимметрии используются в дальнейшем анализе как обычная одномерная переменная. При таком анализе следует учитывать, что асимметрия не может быть отрицательной, поэтому распределение меры флуктуирующей асимметрии будет скошенным вправо.

В качестве примера рассмотрим применение анализа флуктуирующей асимметрии формы в программе биологического мониторинга влияния центра ликвидации межконтинентальных баллистических ракет «Суроватиха» на состояние окружающей среды. В качестве фоновой территории для контроля был выбран заказник «Пустынский».

Индикаторным объектом служили популяции обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*). Уровень нестабильности развития в популяциях бурозубок оценивался по величине флуктуирующей асимметрии черепа. В популяциях бурозубок, населяющих импактную и фоновую территории, были отобраны по 15 особей. Отлов проводился с помощью 50-метровых ловчих канавок с пятью конусами в каждой. В районе центра ликвидации было заложено 4 канавки, на фоновой территории – 2 канавки. Отлов производился в унифицированные сроки для зоогеографических



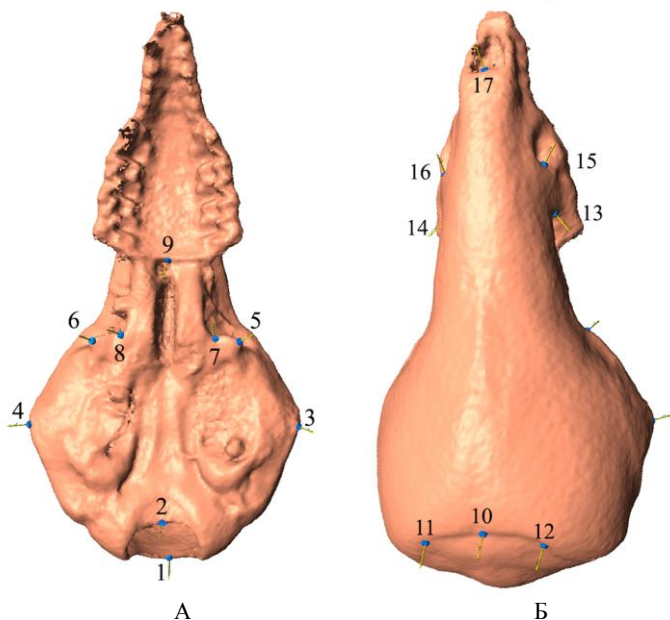


Рис. 4.26. Взаиморасположение меток на поверхности 3D-модели черепа бурозубки обыкновенной: А – вентральная сторона, Б – дорзальная сторона

исследований. Черепа бурозубок вываривались в течение 30–40 минут, а затем очищались от мягких тканей и отбеливались в двухпроцентном растворе гидропирита. В дальнейшем они были отсканированы с использованием 3D-сканера Rangevision Advanced. 3D-модели черепов обрабатывались в программе Landmark, на поверхности каждого из черепов были расставлены метки в характерных точках (рис. 4.26): 1 – задняя оконечность затылочного отверстия; 2 – передняя оконечность затылочного отверстия; 3, 4 – наибольшая ширина черепа с вентральной стороны; 5, 6 – выступ мыщелка челюстного сустава; 7, 8 – впадина мыщелка челюстного сустава; 9 – задний край костного неба; 10 – середина теменного и межтеменного шва; 11, 12 – изгиб шва заднетеменной кости; 13, 14 – передний край глазничной впадины; 15, 16 – задний край подглазничного отверстия; 17 – кончик носовых костей.

Поскольку череп бурозубки представляет собой единую структуру, изучаемую вместе с осью симметрии, мы имеем дело с симметрией объекта. Из 17 меток, используемых для описания формы черепа, 5 находятся на оси симметрии, а 12 представляют собой пары, описывающие положение одних и тех же структур справа и слева.

В соответствии с описанной выше процедурой анализ проводился в 5 этапов:

1. Отображение конфигураций меток относительно оси симметрии.
2. Обобщенный прокрустов анализ для получения форм.
3. Прокрустов дисперсионный анализ.
4. Расчет индивидуальных значений флуктуирующей асимметрии.
5. Сравнение флуктуирующей асимметрии в популяциях импактной и фоновой территории.

На рис. 4.27 представлено облако точек, полученное в результате оптимального наложения конфигураций (этап 2). Прокрустов дисперсионный анализ на основе 1000 случайных перестановок (табл. 4.2) внутривидовой изменчивости формы не выявил (эффект фактора «организм» не значим). Такой результат свидетельствует не столько об отсутствии отличий в форме черепа между организмами, а скорее о том, что эта изменчивость относительно невелика на фоне изменчивости, соответствующей асимметрии формы. Для изучаемых популяций бурозубки характерна статистически значимая направленная асимметрия формы (эффект фактора «сторона» значим). Это не означает, что какие-то структуры черепа бурозубок более развиты на одной из сторон тела. Асимметрия формы может отражать тонкие детали взаимного расположения всех изучаемых структур. Обратите внимание, что эффект взаимодействия между факторами «организм» и «сторона» не тестировался с точки зрения статистической значимости. Такая проверка возможна только в том случае, если имеются повторные измерения.

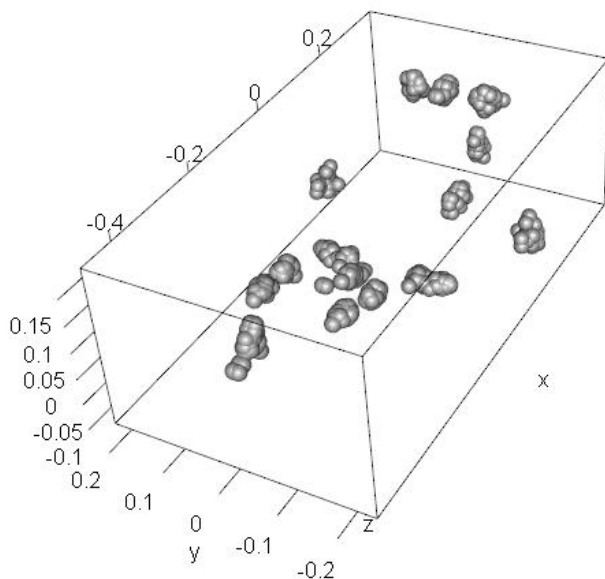


Рис. 4.27. Оптимальное наложение конфигураций меток

Таблица 4.2

**Результаты прокрустова дисперсионного анализа**  
(*df* – число степеней свободы, *SS* – сумма квадратов, *MS* – средний квадрат)

Фактор	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Организм	29	0,073840	0,00254621	6,8254	0,975
Сторона	1	0,001040	0,00103977	2,7872	0,004
Организм × Сторона	29	0,010818	0,00037305	–	–

На рис. 4.28 представлены параллельные диаграммы размахов индивидуальных значений флуктуирующей асимметрии в импактной и контрольной популяциях (границами прямоугольника служат первый и третий квартили, жирная линия соответствует медиане, границы отрезков в данном случае отображают минимальное и максимальное значения в выборках). Обратите внимание на асимметричный характер распределения (медианы смещены влево, правые отрезки длиннее левых).

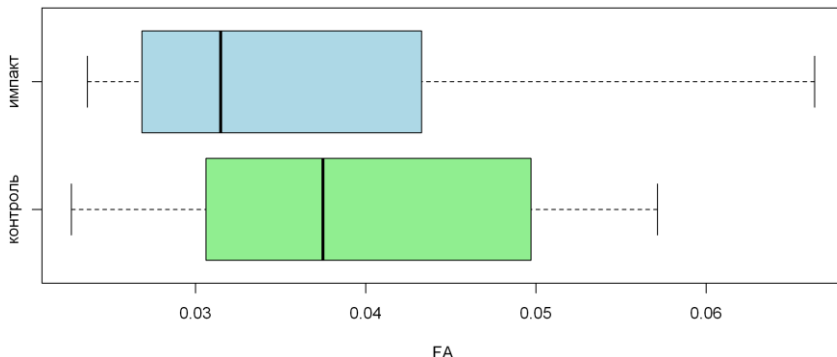


Рис. 4.28. Параллельные диаграммы размаха для индивидуальных значений флуктуирующей асимметрии импактной и контрольной популяций

Для выявления сдвига распределения в импактной популяции относительно контрольной использован непараметрический критерий суммы рангов Уилкоксона. Значимого сдвига не выявлено ( $W = 132$ ,  $p = 0,4363$ ).

Таким образом, уровень флуктуирующей асимметрии формы черепа в популяции обыкновенных бурозубок, обитающей в зоне влияния центра ликвидации межконтинентальных баллистических ракет «Суроватиха», не отличается от фонового уровня, что не дает оснований предполагать наличие влияния этого объекта на природные популяции мелких млекопитающих.



ИЗ СООБРАЖЕНИЙ СИММЕТРИИ...  
(вместо заключения)



М. Эшер. Циклический предел IV. 1960, гравюра на дереве



Когда все сказано и сделано, главное условие, поддерживающее ощущение счастья, – отсутствие сомнения.

М. Твен

**П**одведем некоторые итоги и попытаемся ответить на вопрос, что нового дает применение предложенных подходов для понимания сути структурной организации, функционирования и эволюции биообъектов. Начнем «издалека», с точных наук, в которых парадигма симметрии сформировалась и продолжает занимать лидирующую позицию. Конструктивную роль симметрии в естествознании трудно переоценить, поскольку не только свершение ряда выдающихся открытий, но и решение многих рядовых, но сравнительно трудных задач, особенно в физике и математике, могут осуществляться как бы «в одно действие», если следовать руководящему правилу: *из соображений симметрии*. Рассмотрим несколько примеров из разных отраслей знаний и начнем с физики<sup>50</sup>.

В главе 1 уже упоминалось о том, что Г. Вейль, исходя *из соображений симметрии*, предсказал существование позитрона. Кстати, электрон и позитрон – пример антисимметрии по Шубникову<sup>51</sup>. Другой пример. Дж. Максвелл, основываясь на открытии М. Фарадея явления электромагнитной индукции (всякое изменение магнитного поля порождает вихревое электрическое поле) и *исходя из соображений симметрии*, предположил, что должна существовать и обратная связь, то есть всякое изменение электрического поля должно возбуждать в окружающем пространстве вихревое магнитное поле. Таким образом, были заложены основы классической теории электродинамики. Наконец, укажем на открытие пьезоэлектрического эффекта братьями П. Кюри и Ж. Кюри, фактически предсказанного *из соображений симметрии* кварца, поскольку именно в кварце пьезоэффект возможен лишь при сжатии вдоль оси второго порядка.

Теперь о математике: здесь речь пойдет о симметрии некоторых уравнений. Это означает, что если при некотором *преобразовании переменных* уравнение не меняет своего вида («переходит само в себя»), то можно говорить, что это *уравнение симметрично* относительно данного преобразования. Кроме научного значения

<sup>50</sup> Более подробно о симметрии физических законов см. статью Р. Феймана в приложении 3.

<sup>51</sup> Антисимметрия (Шубников, 1951) – симметрия антиравных фигур или антиравных частей фигур: расширенное понятие симметрии за счет существования четырех видов равенства (вместо двух рассматриваемых в обычной симметрии): равенство совместимое, равенство зеркальное, антиравенство совместимое и антиравенство зеркальное. Соответствующие антисимметрии фигуры называются антисимметричными. Они могут быть двух родов: 1) фигуры, составленные из совместимо антиравных частей (напр., правых белых и правых черных фигур или, наоборот, левых белых и левых черных фигур); 2) фигуры, составленные из частей всех четырех родов. Учение об антисимметрии (точечные и пространственные группы антисимметрии) находит применение в области магнитных свойств, магнитной структуры и структурного анализа кристаллов.

симметрия уравнений важна и в исключительно практическом плане. Дело в том, что если уравнение обладает некоторой симметрией, то такой же симметрией обладают и все его решения. И это значит, что, не решая уравнение и исходя лишь из соображений симметрии, можно заранее предвидеть некоторые свойства его решений. Например, требуется найти такие значения параметра, при которых уравнение имеет заданное число решений. Тогда, заметив симметрию данного уравнения, можно получить *необходимые* условия на параметр, и останется лишь проверить, какие из найденных условий являются *достаточными*. В качестве примера приведем одну из задач, которая должна заинтересовать нашего читателя, особенно не имеющего специальной математической подготовки, поскольку была предложена на филологическом факультете МГУ в 2002 г.<sup>52</sup>

Найти все  $a$ , при которых система

$$\begin{cases} y \geq (x - a)^2, \\ x \geq (y - a)^2 \end{cases} \quad (5.1)$$

имеет единственное решение.

Заметим, что система (5.1) переходит сама в себя при замене  $x$  на  $y$  и  $y$  на  $x$ . Иными словами, *наша система симметрична* относительно преобразования  $(x, y) \rightarrow (y, x)$ , которое является отражением координатной плоскости относительно прямой  $y = x$  (рис. 5.1).

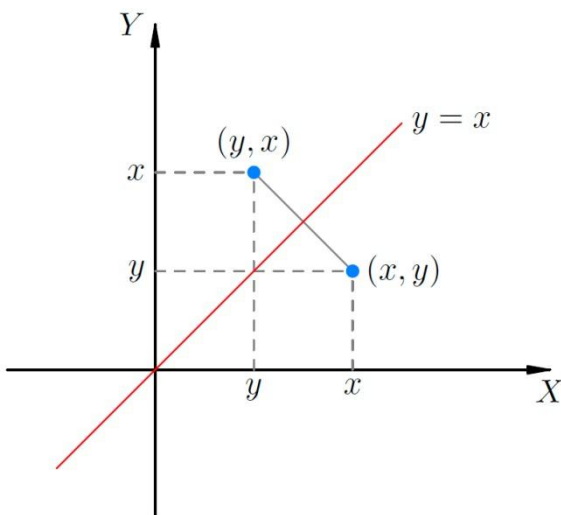


Рис. 5.1. Отображение  $(x, y) \rightarrow (y, x)$

Следовательно, наряду с решением  $(x_0, y_0)$  система имеет также решение  $(y_0, x_0)$ . Поэтому для того чтобы система (5.1) имела единственное решение, необходимо, чтобы выполнялось равенство  $x_0 = y_0$  (то есть чтобы решением системы служила неподвижная точка преобразования, расположенная на прямой  $y = x$ ).

<sup>52</sup> <http://mathus.ru/math/parameter-symmetry.pdf>

Полагая в системе  $y = x$ , получим неравенство

$$x \geq (x-a)^2 \Leftrightarrow x^2 - (2a+1)x + a^2 \leq 0. \quad (5.2)$$

Но на прямой  $y = x$  должна быть лишь одна точка, являющаяся решением нашего неравенства; поэтому полученное квадратное неравенство (5.2) должно иметь единственное решение, удовлетворяющее квадратному уравнению

$$x^2 - (2a+1)x + a^2 = 0.$$

Это возможно в том случае, когда дискриминант уравнения обратится в нуль:

$$D = (2a+1)^2 - 4a^2 = 0,$$

откуда  $a = -\frac{1}{4}$ . Это необходимое условие на параметр, нужно проверить его достаточность, что и предлагаем сделать читателю, а правильный ответ можно найти по указанной выше ссылке.

Следующий пример из области геологии, в которой геологические образования, в том числе тектонические структуры, совершенно справедливо рассматриваются с позиций симметрии (Скосарь, 2013). Действительно, тектонические структуры, такие как срединно-океанические хребты, а также горные хребты, обладают преимущественно билатеральной симметрией, т.е. наличием вертикальной плоскости симметрии, расположенной вдоль хребта. Складчатости обычно представляют собой регулярно повторяющиеся волнообразные изгибы пластов и поэтому характеризуются трансляциями, перпендикулярными к простиранию складок. Вдоль самих складок часто проходят плоскости симметрии. Имеются и другие примеры симметрии тектонических структур. Но кроме классической симметрии, в геологии применяется антисимметрия по Шубникову, включающая понятия антиравенства и антиравных образов; например, горы, окруженные долинами, и долины, окруженные горами, – их можно отнести к антиравным образам, кроме того, говорят о *динамической симметрии* в связи с развитием тектонических процессов во времени. По современным представлениям земная кора состоит из относительно целостных блоков – литосферных плит, которые находятся в постоянном движении относительно друг друга. При этом в зонах расширения (срединно-океанических хребтах и континентальных рифтах) в результате спрединга<sup>53</sup> образуется новая океаническая кора, а старая поглощается в зонах субдукции<sup>54</sup>. Таким образом, зоны рождения новой коры на границах литосферных плит и зоны субдукции находятся в отношении антиравенства, являются антиравными образами. Мысленно переходя от одной зоны субдукции к другой, мы чаще всего обнаружим рудный пояс. Другими словами, наличие рудного пояса инвариантно

---

<sup>53</sup> Спрединг (от англ. *spread* – растягивать, расширять) – геодинамический процесс раздвигания жестких литосферных плит под действием нагнетаемого снизу магматического расплава в области рифтов срединно-океанических хребтов. Процессы спрединга локализуются, главным образом, в пределах срединно-океанических хребтов и формируют океаническую кору, поэтому в этих районах она относительно молодая.

<sup>54</sup> Зона субдукции – линейно протяженная зона, вдоль которой происходит погружение одних блоков земной коры под другие. Чаще всего в них океаническая кора пододвигается под островную дугу или активную континентальную окраину и погружается в мантию. В составе зоны субдукции выделяются ведущий (верхний, висячий) край плиты (*leading upper edge*) и погружающийся край плиты (*sinking edge*). Результатом взаимодействия этих блоков земной коры являются активный вулканизм и повышенная сейсмичность в этой зоне.



относительно перехода по зонам субдукции, а значит, обладает симметрией в этом отношении. Если же мы мысленно перейдем к зонам рождения новой коры (спрединга), то сразу же обнаружим отсутствие рудного пояса. Так проявляется антиравенство: наличие рудного пояса или его отсутствие. Таким образом, применение *соображений симметрии* может дать хороший прогноз о наличии ископаемых на малоисследованных территориях, а также позволить сделать переоценку их запасов в большую сторону. Это позволит рациональнее размещать предприятия металлургического комплекса, нефтегазовой и угольной промышленности с точки зрения экономики и защиты окружающей среды.

Но вернемся к биологическим объектам, огромное разнообразие которых делает проблему рассмотрения их симметрий далеко выходящей за пределы этой книги. Поэтому ограничимся кратким обзором в рамках некоторых уровней иерархической организации живой природы, критичных для центральной темы этой книги – псевдосимметрии.

- *Молекулярный* – это уровень сложных органических веществ – белков и нуклеиновых кислот, обеспечивающий химические реакции обмена веществ.
- *Организменный* – на этом уровне осуществляется гомеостаз, т.е. сохранение постоянства внутренней среды организма за счет нервно-гуморальной регуляции и обмена веществ.
- *Популяционно-видовой* – на этом уровне происходит эволюция, т.е. изменение организмов, связанное с приспособлением их к среде обитания под действием естественного отбора.

**Молекулярный уровень.** На молекулярном уровне центральной симметрологической проблемой является *хиральность*<sup>55</sup> биомолекул. Хиральность – в химии свойство молекулы не совмещаться в пространстве со своим зеркальным отражением любой комбинацией вращений и перемещений в трехмерном пространстве. Термин основан на древнегреческом названии наиболее узнаваемого хирального предмета – руки. Так, левая и правая руки являются зеркальными отражениями, но не могут быть совмещены друг с другом в пространстве. Подобным образом свойством хиральности обладают молекулы, в которых отсутствуют зеркально-поворотные оси симметрии  $S_n$ , что эквивалентно наличию в молекуле элементов хиральности (центра, оси, плоскости хиральности и др.). Такие зеркально-симметричные формы химических соединений называются энантиомерами (рис. 5.2).

Структурная трактовка хиральности стала возможной после введения в 1874 году Я. Вант-Гоффом и Ж. Ле Белем концепции асимметрического атома углерода, то есть тетраэдрического атома углерода с четырьмя различными заместителями (рис. 5.2). Это значит, что атом углерода располагается в середине правильного тетраэдра, имеющего четыре вершины. Поскольку углерод располагается в центре, то расстояние до всех четырех вершин одинаковое. Связи углерода с группами, расположенными в в четырех вершинах, – это химические связи, поэтому углерод четырехвалентен. Если все группы, которые находятся в вершинах, разные, *то углерод будет хиральным, или асимметричным*, его отражение в зеркале невозможно будет совместить с ним самим. Если хотя бы две из групп одинаковые, то углерод перестает быть хиральным, он называется ахиральным, или

---

<sup>55</sup> Хиральность молекул была открыта Л. Пастером в 1848 году, а понятие хиральности было введено лордом Кельвином в конце XIX в.

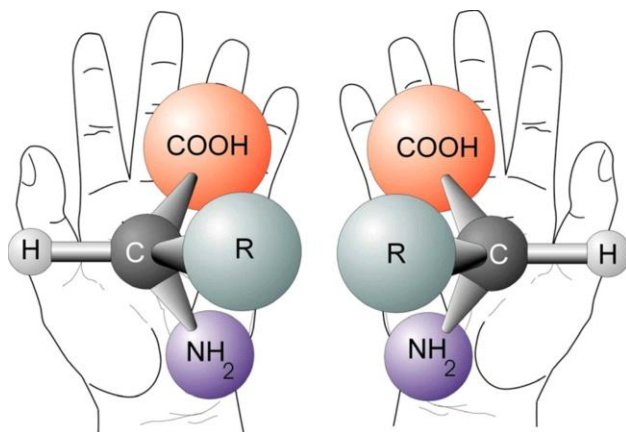


Рис. 5.2. Аминокислоты являются примерами хиральных молекул

симметричным. Это свойство углерода чрезвычайно важно для понимания биологических молекул и биологической асимметрии.

Все аминокислоты, за исключением глицина, оптически активны благодаря хиральному строению. Энантиомерные формы, или оптические антиподы, имеют различные показатели преломления (круговое двулучепреломление) и различные коэффициенты молярной экстинкции (круговой дихроизм) для лево- и правополяризованно поляризованных компонент линейно поляризованного света. Они поворачивают плоскость колебаний линейно поляризованного света на равные углы, но в противоположных направлениях. Величины удельного вращения вправо или влево являются количественной характеристикой оптической активности и для большинства аминокислот составляют от  $10^\circ$  до  $30^\circ$ . Примерно половина аминокислот белков оказалась правовращающей, их обозначают знаком «+» (Ала, Иле, Глу, Лиз и др.), а чуть меньше половины – левовращающие (Фен, Трп, Лей и др.), их обозначают знаком «-». Эквимоллярная смесь равных количеств двух энантиомеров называется рацематом. Рацематы не обладают оптической активностью, а также отличаются по свойствам от индивидуальных энантиомеров. Отсутствие оптической активности объясняется тем, что для энантиомеров оптическое вращение противоположно по знаку, но равно по величине. Поскольку вращение является аддитивной величиной, в случае рацемата из-за компенсации вкладов энантиомеров оно равняется нулю.

Подчеркнем, что стереохимию аминокислот и сахаров принято оценивать не по оптическому вращению, а исходя из абсолютной конфигурации всех четырех замещающих групп, расположенных вокруг асимметрического атома углерода в вершинах модели тетраэдра. D/L-номенклатура была введена Э. Фишером для описания относительной конфигурации моносахаридов. Она основана на конфигурации глицеринового альдегида, существующего в виде двух энантиомеров, из которых путем последовательных реакций наращивания углеродной цепи можно получить производные моносахариды (тетрозы, пентозы, гексозы и т.д.). Поскольку в ходе наращивания углеродной цепи стереоцентр глицеринового альдегида не затрагивается, все производные сахара, по Фишеру, получают то же обозначение относительной конфигурации, что и исходный глицериновый альдегид.

Обозначения для энантиомеров глициринового альдегида были присвоены Фишером произвольно. В настоящее время современные методы установления структуры соединений позволяют характеризовать конфигурацию моносахаридов, не сравнивая их с глицириновым альдегидом. Однако D/L-номенклатура традиционно сохраняется в названиях сахаров и аминокислот. Обозначения D или L связаны с расположением функциональной группы (гидроксильной для сахаров и аминогруппы для аминокислот) *нижнего стереоцентра* в проекции Фишера для данного соединения. Если функциональная группа располагается слева от углеродного скелета, то такой энантиомер обозначают символом L (лат. *laevus* – левый), если же она располагается справа, то это D-энантиомер (лат. *dexter* – правый) (рис. 5.3).

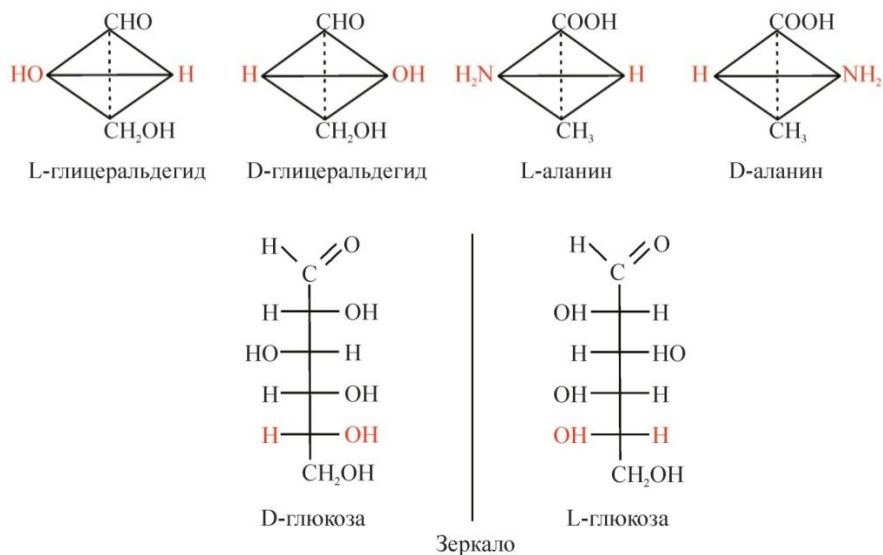


Рис. 5.3. Пространственные конфигурации L- и D-стереоизомеров глицеральдегида, аланина и глюкозы (асимметрические атомы углерода обычно не изображаются)

Все аминокислоты, образующиеся при гидролизе природных белков в условиях, исключающих рацемизацию, принадлежит к L-ряду. Таким образом, природные аминокислоты имеют пространственное расположение, аналогичное конфигурации L глицеринового альдегида.

Напротив, наибольшее распространение в природе (в том числе в ДНК, РНК) имеет D-глюкоза. Этот изомер является практически единственным из большого числа гексоз, который встречается в свободном состоянии и составляет основу важнейших полисахаридов (крахмала, гликогена и целлюлозы).

Энзимы также хиральны. Представим, что у энзима активный центр представлен впадиной в форме правой перчатки, которая связывает субстрат. Очевидно, что только один энантиомер войдет вовнутрь и свяжется с энзимом, в то время как для другого энантиомера это будет проблематично. Физико-химические свойства энантиомеров в обычных (ахиральных) условиях идентичны. Однако их биологическая активность может быть совершенно различной. Это стало очевидным и особенно актуальным после «талидомидной катастрофы».

*Талидомид* – лекарственное средство, которое в 60-е годы XX века врачи во многих странах прописывали беременным женщинам как эффективное снотворное и успокаивающее. Однако со временем проявилось его негативное побочное действие: вещество оказалось *тератогенным*<sup>56</sup>, и в период с 1956 по 1962 год в ряде стран мира родилось от 8000 до 12000 детей с врожденными физическими дефектами. Всего препарат поступил в продажу в 46 странах Европы, Скандинавии, Азии, Африки, Южной Америки, где он выпускался под 37 разными названиями. Тревогу забили авторитетные врачи<sup>57</sup>, начались судебные разбирательства, и 2 декабря 1961 года талидомид был отозван с фармацевтических рынков.

Причины такого действия талидомида теперь хорошо изучены. Установлено, что этот препарат является смесью двух оптических изомеров, обладающих разной биохимической активностью: один из изомеров – (R)(+)-талидомид – оказывает лечебное действие, другой – (S)(–)-талидомид, напротив, является причиной тератогенного воздействия препарата, нарушая нормальный синтез белков.

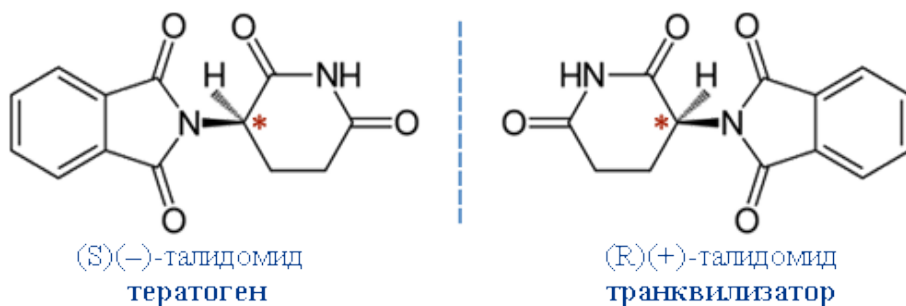


Рис. 5.4. Энантиомеры талидомида

Вклиниваясь в клеточную ДНК на участках, богатых G-C-связями, он препятствует нормальному процессу ее репликации, необходимому для деления клеток и развития зародыша. В частности, тератогенность талидомида может быть связана с его способностью подавлять ангиогенез<sup>58</sup> развивающихся органов и тканей и

<sup>56</sup> Повреждающим зародыш, от греческого *teratos* – чудовище, урод.

<sup>57</sup> В США благодаря стойкости и принципиальности доктора Френсиса О. Келси, назначенной экспертом по вопросу лицензирования талидомида, препарат не был разрешен к применению. Тем самым, несмотря на давление со стороны фармацевтического лобби, доктор Келси спасла многих детей.

<sup>58</sup> Ангиогенез – процесс образования новых кровеносных сосудов в органе или ткани. В норме в организме процессы ангиогенеза протекают с умеренной интенсивностью и активизируются только при регенерации поврежденных тканей, канализации тромбов, ликвидации очагов воспаления, образовании рубца и тому подобных процессах восстановления, а также при росте и развитии организма. В опухолевых же тканях, особенно в тканях злокачественных опухолей, ангиогенез протекает постоянно и очень интенсивно. Это, по-видимому, является одной из причин быстрого роста злокачественных опухолей, поскольку они очень хорошо кровоснабжаются и получают намного больше питательных веществ на единицу массы опухоли по сравнению с нормальной тканью, обкрадывая тем самым здоровые ткани организма. Кроме того, усиленный ангиогенез в опухоли является одним

тем самым вызвать уродства. Поскольку в организме энантимеры талидомида способны переходить друг в друга, препарат, состоящий из одного очищенного изомера, не решает проблему тератогенного воздействия. Во второй половине прошлого века талидомид вновь стал интенсивно изучаться и, по иронии судьбы, именно в связи с его способностью подавлять ангиогенез в патологически измененных тканях. В настоящее время талидомид применяют при лечении злокачественных опухолей, проказы, туберкулеза, СПИДа. Однако, принимая во внимание тератогенное действие талидомида, пациенты обязаны использовать максимально усиленную контрацепцию, и им запрещается быть донорами крови и спермы.

Происхождение гомохиральности в биологии – предмет множества споров. Большинство ученых считает, что выбор хиральности в жизни на Земле был чисто случайным, что, возможно, основанная на углероде инопланетная форма жизни существует где-то во Вселенной и в ней будет иная форма хиральности. Но некоторые ученые ищут фундаментальные причины выбора хиральности на Земле. В рассматриваемом контексте представляет интерес гипотеза биофизиков МГУ (Твердислов и др., 2012, 2015, 2016). Авторы выдвинули гипотезу, согласно которой «система запоминания и управления» (генетический мир нуклеиновых кислот) и система «материального производства» (мир белков-ферментов, рецепторов, транспортных и сократительных систем и пр.) должны функционировать в пространстве одного ранга симметрий, но с определенным отличием в материальных носителях. Предполагается, что естественным инструментом в комбинаторике структурных корреляций в этих подсистемах становится хиральный дуализм элементов на всех уровнях структурной организации. Авторы обращают внимание на тот факт, что в макромолекулярных системах можно выделить знакопеременные уровни иерархии хиральных объектов в последовательности от «нижнего» асимметричного атома углерода до суперспиралей и надмолекулярных структур. Эта закономерность отмечена как для нуклеиновых кислот, так и для белков.

У нуклеиновых кислот наблюдается закономерное чередование знака хиральности D-L-D-L при переходе на более высокий уровень структурно-функциональной организации ДНК (рис. 5.5). Известно, что молекулы дезоксирибозы, соединенные фосфодиэфирными связями, являются правыми (D) изомерами. Однако включающие их нуклеотиды находятся преимущественно в левой (L) гош-форме, позволяющей за счет их комплементарного соединения водородными связями образовывать правую (D) двойную спираль ДНК – следующий уровень организации. Но последующая сверхспирализация, свойственная полугибким цепям ДНК, проявляется опять в левой (L) укладке правых двойных спиралей, как, например, у бактерий.

---

из механизмов ее быстрого метастазирования, так как опухолевые клетки имеют свойство метастазировать по ходу кровеносных сосудов (вдоль стенок) или разносятся по всему организму с током крови.

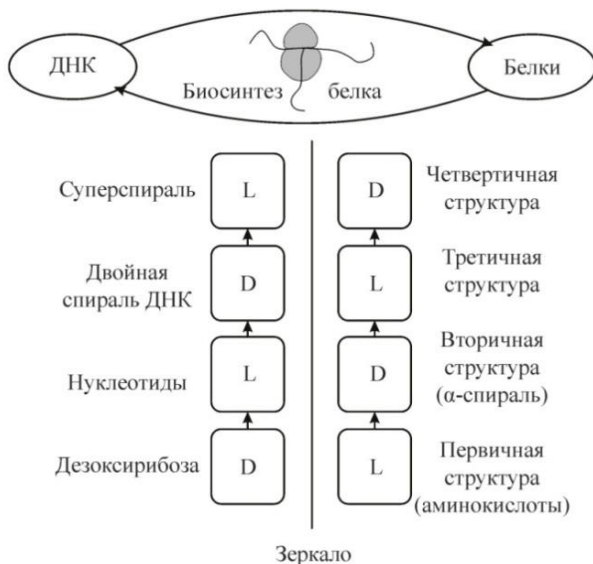


Рис. 5.5. Знакопеременные иерархии хиральных (спиральных) структур от первичной до четвертичной для ДНК (левая колонка) и белков (правая колонка). L – левая конфигурация энантиомера или спирали, D – правая (по Твердислову и др., 2015, с изменениями и дополнениями)

Последовательность смены знака хиральности в структурно-функциональной иерархии белковых структур имеет другой порядок: L-D-L-D (рис. 5.5). Первичная структура белка представляет собой последовательность остатков левых аминокислот (L). Полипептидная цепь укладывается в спираль или в складчатый слой. Как правило,  $\alpha$ -спираль является правым энантиомером (D), поскольку правая  $\alpha$ -спираль стабильнее левой. Взаимодействующие правые  $\alpha$ -спирали стремятся образовать левую (L) суперспираль. Четвертичная структура белков представлена надмолекулярными структурами, сформированными при правой (D) укладке левых суперспиралей.

Очевиден сдвиг по фазе, поскольку белковая иерархия «стартовала» с L-аминокислот, а нуклеотидная – с D-углевода дезоксирибозы. «Хиральная чистота биосферы» имеет исключения, которые все же подтверждает известное эмпирическое правило: уровень «структурных блоков» реализуется с помощью L-аминокислот, тогда как «управляющий блок» представлен D-конфигурацией углеводов и аминокислот (!). Действительно, синтез белка в рибосомах использует только L-аминокислоты, но D-аминокислоты, образуемые с участием специализированных ферментов, участвуют в регуляторных процессах<sup>59</sup>.

Приведем только один пример. Из кожи амфибии *Phyllomedusa sauvagei* выделен новый класс сильных опиоидных пептидов<sup>60</sup> – дерморфины, обладающие

<sup>59</sup> Примеры участия D-аминокислот в регуляторных процессах приведены в работе Твердислова и др. (2016).

<sup>60</sup> Опиоидные пептиды (opioid peptides) – большая группа физиологически активных пептидов с выраженным сродством к рецепторам опиоидного (морфинного) типа (мю-, дельта-, каппа-), давшая основание к введению понятия «нейропептиды». Эти пептиды,

уникальной структурой и наиболее высокой и продолжительной анальгетической активностью. Сильный анальгетический эффект объясняется высоким сродством дерморфинов к опиоидным рецепторам. Исследования химической структуры дерморфина показали, что это гептапептид с необычной для пептидов небактериального происхождения особенностью строения – присутствием аминокислотного остатка аланина (Ala) в D-конфигурации:

**Тур-(D-Ala)-Phe-Gly-Тур-Pro-Ser-NH.**

Дерморфин имеет более 300 природных и синтетических аналогов, обладающих различной активностью. Общим в первичной структуре всех природных дерморфинов является наличие N-концевой последовательности Тур-D-Ala-Phe, в которой между двумя ароматическими кольцами Тур и Phe присутствует остаток D-Ala. Это один из немногих примеров включения D-аминокислоты в природную полипептидную цепь, причем замена ее на левый изомер (L-аланин) ведет к потере активности.

Но вернемся к гипотезе биофизиков МГУ. Вывод, который делают авторы этой гипотезы, сводится к следующему: инструментом стратификации первичных, вторичных и т.д. внутримолекулярных структур нуклеиновых кислот и белков служит формирование знакопеременных хиральных структурных иерархий: соответственно, D-L-D-L и L-D-L-D, находящихся для этих классов макромолекул в противофазе и совместно образующих ахиральный инвариант.

Однако *из соображений симметрии* этот вывод можно дополнить тем, что две цепочки, изображающие знакопеременные уровни иерархии хиральных объектов (рис. 5.5), отвечают зеркальному антиравенству по Шубникову: зеркальное отражение *m* меняет хиральность объекта, превращая его из правого в левый и наоборот.

Заметим, что в живой природе антисимметрии нередки и примером антиравных биоморф могут служить клешни крабов рода *Calappa*, а также клешни глубоководного атлантического омара *Nephropsis*. Следует также указать, что цветная симметрия по Белову является расширением антисимметрии Шубникова. Применение цветной симметрии перспективно при анализе венчика цветков с перекрывающимися лепестками, причем цветность в данном случае приобретает буквальное значение, так как природные биоморфы растений и животных нередко различаются окраской (Заренков, 2009).

**Организменный уровень.** Этот уровень рассмотрения является основным для нашей книги. Возьмем для примера известные от К. Линнея до настоящего времени термины «симметричный» и «асимметричный», применение которых в отношении животных и растений (например, цветков) практически целиком основывается на ощущениях естествоиспытателя, полагающегося на свои органы чувств (в данном случае зрение). Оснований не доверять этим ощущениям нет, поскольку ощущения являются отражениями свойств реальности в центральной нервной системе, 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 – «псев-

---

обладающие чрезвычайно широким спектром регуляторной активности, обнаружены в различных тканях – как в мозге, так и на периферии. В группу опиоидных пептидов, помимо широко известных энкефалинов и эндорфинов, входят пептиды группы динорфина, казоморфина, а также дельторфины, дерморфины и др. (Гелашвили и др., 2015).

досимметричные», но в разной степени, и количественная оценка степени симметричности является мерой их различия.

Подчеркнем, что симметрологические характеристики биологических структур, в частности симметрия, псевдосимметрия, диссимметрия, асимметрия, как правило, определяют лишь необходимые условия наличия тех или иных свойств данного биообъекта. Поэтому успех применения геометрических методов в биологии возможен лишь вместе с внегеометрическими, биологическими представлениями и методами. Нам представляется, что наиболее существенным преимуществом 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 закрашенного плоского (2D) или объемного (3D) объекта, так и с учетом его тонких особенностей.

Наконец, количественные подходы являются необходимой предпосылкой возможности применения теории групп для описания псевдосимметрии биообъектов. Один из руководящих принципов в математике и физике состоит в том, что если имеется некоторый интересный объект, то первое, что про него надо спросить – какова его группа симметрии (Стюарт, 2010). 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 в аспекте междисциплинарного взаимопонимания между биологами, физиками, кристаллографами и другими специалистами, языком общения между которыми служит математика.

**Популяционно-видовой уровень.** Симметрологический подход может оказаться продуктивным и в эволюционном аспекте, поскольку позволяет интерпретировать происхождение видов как нарушение симметрии. Так, рассматривая любой биологический вид, можно прийти к заключению, что он симметричен (приближенно) относительно любой перестановки входящих в него организмов. Действительно, при прочих равных условиях, для всех организмов данного вида, обладающих одними и теми же (т.е. равными) признаками, справедливо утверждение, что они симметричны относительно набора таких признаков<sup>61</sup>. При сравнении двух разных видов такие перестановки возможны только внутри вида, но не между видами. Однако имеется единая материальная основа, объединяющая все существующие биологические виды, – это ДНК, а межвидовые различия являются результатом исторических изменений в этой уникальной молекуле, которые привели к дивергенции от общего предка. У родственных видов это нарушение симметрии выражено в меньшей степени, чем у давно отделившихся.

---

<sup>61</sup> См. определение симметрии в разделе 1.1.



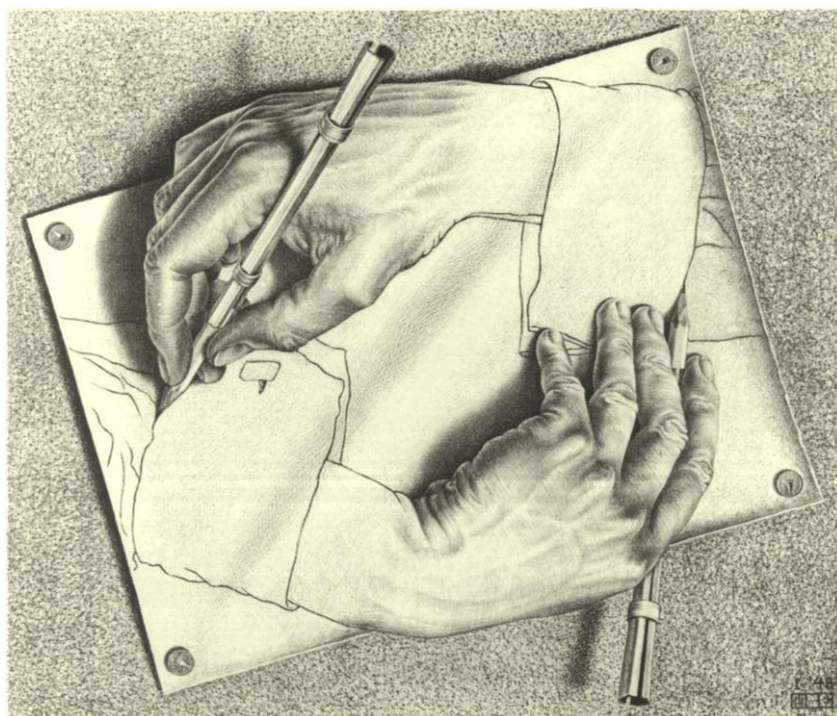
Завершим наше заключение словами И. Стюарта (2010, с. 437): «Следствия из симметрии для физики, а на самом деле для науки в целом, остаются в достаточной степени неисследованными. Много мы еще не понимаем. Но что мы понимаем наверняка, так это тот факт, что группы симметрии – наш проводник через неисследованные земли, по крайней мере, до тех пор, пока не появится некая более мощная концепция (уже, может быть, ожидающая своего часа в какой-нибудь безвестной диссертации). В физике *красота* не дает автоматической гарантии истинности, но она ей способствует. В математике *красота* должна быть *истиной* – поскольку все ложное уродливо».

А каковы следствия из симметрии для биологии? Они тоже ждут своего часа и должны занять достойное место в ряду наук, потому что *все живое – прекрасно*.



---

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА



М. Эшер. Рисующие руки. 1948, литография



- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Симметрия в скелетах радиолярий // Литосфера. 2014. № 2. С. 39–49.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. 1. 432 с. Т. 2. 446 с.
- Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника. Морфология и анатомия растений: Учебное пособие для студентов пед. ин-тов. по биол. и хим. спец. 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
- Вейль Г. Симметрия. М.: Наука, 1968. 191 с.
- Вернадский В.И. Размышления натуралиста. М.: Наука, 1975. Т. 1. 173 с.
- Войтеховский Ю.Л., Тимофеева М.Г., Степенщиков Д.Г. Принцип Кюри и морфологическое разнообразие колоний *Pandorina togum* (Mull.) Bory (Volvocaceae) // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 3. С. 206–211.
- Войтеховский Ю.Л. О кристаллах, полиэдрах, радиоляриях, вольвоксах, фуллере-нах и немного – о природе вещей // Природа. 2004. №8 (1068). Август. С. 19–24.
- Войтеховский Ю.Л. Геометрические мотивы в морфологии рыб *Tetraodontiformes* // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 3. С. 257–261
- Геккель Э. Красота форм в природе. СПб.: Изд. В. Регена, 2007. 144 с.
- Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65. № 4. С. 377–385.
- Гелашвили Д.Б., Марычев М.О., Чалкова Н.В. и др. Автоматическая оценка псевдосимметрии листовой пластинки березы повислой // Сб. материалов VIII Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени». Нижний Новгород, 2005. С. 60–62.
- Гелашвили Д.Б., Лобанова И.В., Ерофеева Е.А., Наумова М.М. Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки // Поволжский экологический журнал. 2007. № 2. С. 106–115.
- Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Марычев М.О. и др. Приложение теории групп к описанию псевдосимметрии биологических объектов // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 6. С. 497–513.
- Гелашвили Д.Б., Крылов В.Н., Романова Е.Б. Зоотоксикология: биоэкологические и биомедицинские аспекты. Учебное пособие. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2015. 770 с.
- Гиляров М.С. О функциональном значении симметрии организмов // Зоол. журн. 1944. Т. 23. № 5. С. 213–215.
- Заренков Н.А. Симметрии и гомологии Геомериды // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66. №6. С. 503–521.
- Заренков Н.А. Опыт приложения неклассических симметрии к природным биоморфам // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 6. С. 403–423.
- Заренков Н.А. Биосимметрия. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 320 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана // Зоол. журн. 1948. Т. 27. № 2. С. 113–124.

- Исаева В.В. Преобразования симметрии в онтогенезе и эволюции // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Сер. «Геобиологические системы в прошлом». М.: ПИР РАН, 2013. С. 22–43.
- Кашенко С.Д. Хронология развития морской звезды *Asterina pectinifera* из залива Восток Японского моря // Биология моря. 2005. Т. 31. № 4. С. 301–304.
- Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 224 с.
- Линней К. Философия ботаники / Пер. с лат. под ред. М.Э. Кирпичникова. М.: Наука, 1989. 456 с.
- Маркушевич А.И. Комплексные числа и конформные отображения. М.: Гос. изд-во технико-теоретической литературы, 1954. 52 с.
- Марченко А.О. Реализация морфогенетического потенциала растительных организмов: калибровочный подход // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 6. С. 654 – 666.
- Мордухай-Болтовской Д.Д. Геометрия радиолярий / Вступ. ст. Е.А. Каца. Изд. 2-е, доп. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2012. 212 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. С. 473–493.
- Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия – новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов // В кн.: Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике. СПб., 2001. С. 65–91.
- Первухина Н.В. Околоцветник покрытосеменных. Л.: Наука, 1979. 111 с.
- Петухов С.В. Биомеханика, бионика и симметрия. М.: Наука, 1981. 240 с.
- Скосарь В.Ю. Соображения симметрии в решении задач рационального недропользования // Научный вестник МГГУ. 2013. № 7 (40). С. 78–92.
- Сомов Н.В., Чупрунов Е.В. Программа PseudoSymmetry для исследования псевдосимметрии атомных структур кристаллов // Кристаллография. 2014. Т. 59. Вып. 1. С. 151–153.
- Стюарт И. Истина и красота: Всемирная история симметрии. М.: Астрель: CORPUS, 2010. 461 с.
- Твердислов В.А., Сидорова А.Э., Яковенко Л.В. От симметрии – к законам эволюции. I. Хиральность как инструмент стратификации активных сред // Биофизика. 2012. Т. 57. № 1. С. 146–154.
- Твердислов В.А., Малышко Е.В., Ильченко С.А. От автоволновых механизмов самоорганизации к молекулярным машинам // Известия РАН. Серия физическая. 2015. Т. 79. № 12. С. 1728–1732.
- Твердислов В.А., Малышко Е.В. Хиральный дуализм как системный фактор иерархического структурообразования в молекулярно-биологической эволюции // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2016. № 1. С. 78–83.
- Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 229 с.
- Фейнман Р. Симметрия физических законов. Лекция 4 // Р. Фейнман. Характер физических законов. Изд. 2-е, испр. М.: Наука, 1987.
- Чупрунов Е.В., Гелашвили Д.Б., Радаев А.А. Методы количественной оценки степени симметрии кристаллических структур для целей биомониторинга // Тезисы докладов Третьей Всероссийской научной конференции «Физические проблемы экологии (Экологическая физика)». М., 2001. С. 224 – 225.

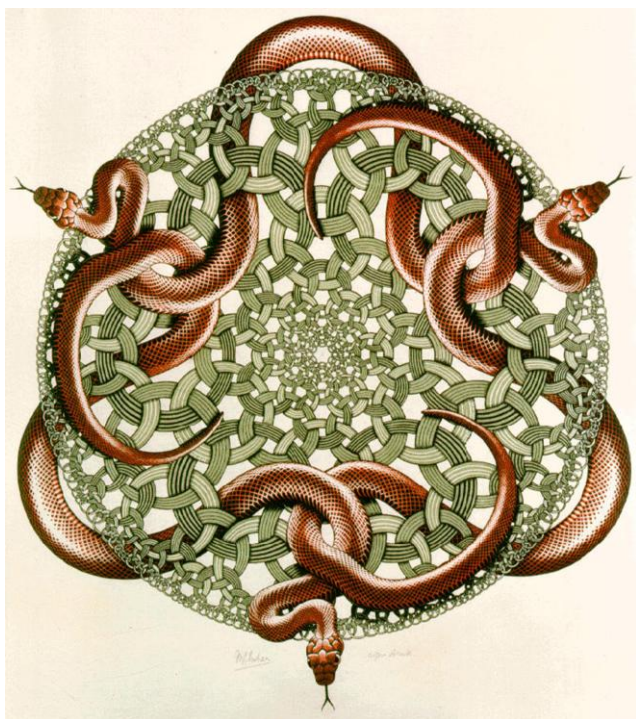
- Чалкова Н.В., Марычев М.О. Методы оценки степени симметрии некоторых биологических объектов // Сб. научных трудов «Структура и свойства твердых тел». Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2004. Выпуск 8. С. 20–28.
- Чупрунов Е.В., Солдатов Е.А., Тархова Т.Н. О количественных оценках симметричности кристаллических структур // Кристаллография. 1988. Т. 33. № 3. С. 759–761.
- Чупрунов Е.В., Хохлов А.Ф., Фаддеев М.А. Основы кристаллографии. М.: Высш. шк., 2004. 496 с.
- Чупрунов Е.В. Федоровская псевдосимметрия кристаллов // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2010. № 5(2). С. 190–206.
- Чупрунов Е.В. Симметрия и псевдосимметрия кристаллов. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2015. 659 с.
- Шварц Л. Математические методы для физических наук. М.: Мир, 1965. 412 с.
- Шредингер Э. Что такое жизнь. Физический аспект живой клетки. Ижевск–М.: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2002. 92 с.
- Шубников А.В., Копцик В.А. Симметрия в науке и искусстве. М.: Наука, 1972. 339 с.
- Adams D.C., Otárola-Castillo E. Geomorph: An R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data // *Methods in Ecology and Evolution*. 2013. V. 4. I. 4. P. 393–399.
- Claude J. *Morphometrics with R*. Springer, 2008. 316 p.
- D'Arcy W. Thompson. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, 2000 [1917]. P. 268–325.
- Donoghue M.J., Ree R.H., Baum D.A. Phylogeny and evolution of flower symmetry in the Asteridae // *Trends Plant Sci*. 1998. V. 3. P. 311–317.
- Endress P.K. Symmetry in flowers: diversity and evolution // *Int. J. Plant Sci*. 1999.V.160 (6 Suppl.). S. 3–23.
- Frey-Wyssling A. Geometrische Symmetriebetrachtung // *Flora*. 1925. B. 120. S. 87–98.
- Haeckel E. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzuge der organischen Formenwissenschaft, mechanisch begrundet durch die von Ch. Darwin reformierte Descendentheorie*. Berlin, 1866. B. 1. 574 S.
- Kibble T. Phase-transition dynamics in the lab and the Universe // *Physics Today*. September 2007. P. 47–52.
- Kirtley J.R., Tafuri F. Can superconducting rings provide clues to the early development of the universe? // *Physics Review*. 2009. B 80, 180501 (R).
- Klingenberg C.P., Barluenga M., Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry // *Evolution*. 2002. V. 56. I. 10. P. 1909–1920.
- Klingenberg C.P., McIntyre G.S. Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods // *Evolution*. 1998. V. 52. I. 5. P. 1363–1375.
- Mitteroecker P., Gunz P. Advances in geometric morphometrics // *Evol. Biol*. 2009. V. 36. I. 2. P. 235–247.
- Monaco R., Mygind R.J. Spontaneous fluxoid formation in superconducting loops // *Phys. Rev*. 2009. B 80, 180501(R).

- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns // Annual Review of Ecology and Systematics. 1986. V. 17. I. 1. P. 391–421.
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited// In: Developmental Instability (DI): Causes and Consequences, M. Polak, ed. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 279–319.
- Sprengel C.K. Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen // Vieweg d. Ae. Berlin, 1793.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for biologists: A Primer. San Diego: Elsevier, 2004. 443 p.



---

# ГЛОССАРИЙ



М. Эшер. Змеи. 1969, гравюра на дереве





## **Автокорреляция**

Автокорреляция (автокорреляционная функция) – статистическая взаимосвязь между случайными величинами из одного ряда, но взятыми со сдвигом, например для случайного процесса – со сдвигом по времени. График автокорреляционной функции можно получить, отложив по оси ординат коэффициент корреляции двух функций (базовой и функции, сдвинутой на величину  $\tau$ ), а по оси абсцисс величину  $\tau$ . Если исходная функция строго периодическая, то на графике автокорреляционной функции тоже будет строго периодическая функция. Таким образом, из этого графика можно судить о периодичности базовой функции, а следовательно, и о ее частотных характеристиках. Автокорреляционная функция применяется для анализа сложных колебаний, например электроэнцефалограммы человека.

## **Актиноморфный цветок**

Цветок с симметричным расположением частей, т. е. имеющий не менее двух плоскостей симметрии, проведенных вертикально через центр цветка и делящих его на две половины. Актиноморфные цветки, как правило, мало приспособлены для опыления какими-то определенными насекомыми, что служит признаком низкой организации. Актиноморфными называются и другие части растения с двумя (и более) плоскостями симметрии.

## **Анизотиллия**

Анизотиллия (от греч. *ανισος* – неравный и греч. *φύλλον* – лист) – неодинаковый размер листьев, расположенных на верхней и нижней сторонах плагиотропных побегов (то есть горизонтальных или ориентированных под небольшим углом к горизонту). Считается разновидностью листовой мозаики. Анизотиллия встречается в основном у тропических растений, некоторых мхов, плаунов, голо- и покрытосеменных растений.

## **Анизоризия**

Анизоризия – морфологические различия между придаточными корнями, развивающимися на разных сторонах узлов или междоузлий стебля плагиотропных побегов.

## **Асимметрия**

Асимметрия (от др.-греч. *ασυμμετρία* – несоразмерность, *μετρέω* – измеряю) – отсутствие или нарушение симметрии.

## **Билатеральная симметрия**

Двусторонняя симметрия – симметрия зеркального отражения, при которой объект имеет одну плоскость симметрии, относительно которой его половины зеркально симметричны.

## **Биосимметрия**

Наука о симметризации и диссимметризации в живой природе, иначе – наука о биологических инвариантах, в том числе законах сохранения и соответствующих группах преобразований, а также случаях их нарушения в живой природе.

## **Воксел**

Вóксел (в разговорной речи *вóксель*, англ. voxel – образовано из слов: объемный (англ. volumetric) и пиксел (англ. pixel)) – элемент объемного изображения, содержащий значение элемента растра в трехмерном пространстве. Воксели являются аналогами двумерных пикселей для трехмерного пространства. Воксельные модели часто используются для визуализации и анализа медицинской и научной информации.

## **Геометрическая морфометрия**

Совокупность методов, используемых для изучения сходства/различия формы морфологических объектов без учета их размеров.

## **Геотропизм**

Геотропизм, или гравитропизм (в физиологии растений), – способность различных органов растения располагаться и расти в определенном направлении по отношению к центру земного шара. Всем известно, что стебель растет вверх, а корень вниз. Но так как понятия «вверх» и «вниз» относительны, то точнее это явление нужно формулировать так: стебель и корень растут по направлению земного радиуса. Уже на основании этого повсеместно наблюдаемого факта можно заключить, что причина такой ориентировки кроется в силе земного притяжения, или силе тяжести.

## **Группа**

В абстрактной алгебре – множество с определенной на нем бинарной операцией, удовлетворяющей некоторым аксиомам.

## **Групповые постулаты**

Свойства множества  $G$ , определяющие его как группу, называют групповыми постулатами.

## **Группы симметрии**

Группа симметрии (также группа симметрий) некоторого объекта (многогранника или множества точек из метрического пространства) — группа всех движений, для которых данный объект является инвариантом, с композицией в качестве групповой операции. Как правило, рассматриваются множества точек  $n$ -мерного евклидова пространства и движения этого пространства, но понятие группы симметрии сохраняет свой смысл и в более общих случаях.

## **Динамические симметрии**

Динамические симметрии выявляются при рассмотрении преобразований, включающих переходы между состояниями системы с различными уровнями энергии (например, симметрии электрического заряда).

## **Диссимметрия**

Процесс понижения симметрии составной системы по отношению к симметрии составных частей.

### **Зеркальная симметрия**

Термин употребляется для описания соответствующего типа симметрии объекта, когда объект при операции отражения переходит в себя.

### **Зигоморфный цветок**

Зигоморфный (от греч. *zygou* – пара, ярмо, и *morphe* – форма) цветок, околоцветник которого имеет одну плоскость симметрии. Обычно эта плоскость проходит через середину прицветника, цветоножку и ось соцветия, т. е. совпадает с медианной плоскостью цветка (бобовые, губоцветные, орхидные); редко встречаются цветки, у которых плоскость симметрии перпендикулярна медианной плоскости (хохлатка, дымянка). Появление зигоморфных цветков – результат приспособления к опылению насекомыми, которые могут проникать в цветок единственным путем.

### **Изометрические преобразования**

Преобразования пространства, которые не меняют расстояние между любыми точками пространства или, что то же самое, оставляют неизменными скалярное произведение двух любых векторов в пространстве.

### **Инверсии**

*Inversio* – переворачивание – в кристаллографии отражение геометрической фигуры в точке; в результате по другую сторону от точки отражения получается перевернутое изображение фигуры.

### **Нетривиальные подгруппы**

Подгруппы, не совпадающие с единичным элементом  $e$  или с исходной группой.

### **Операция симметрии**

Конкретное преобразование, относительно которого инвариантна данная система.

### **Пиксел**

Пиксель, пиксел (иногда – пэл; англ. *pixel, pel* – сокращение от *pix element*, в некоторых источниках *picture cell* – букв. «элемент изображений») или элиз (редко используемый русский вариант термина) – наименьший логический элемент двумерного цифрового изображения в растровой графике или (физический) элемент матрицы дисплеев, формирующих изображение. Пиксель представляет собой неделимый объект прямоугольной или круглой формы, характеризуемый определенным цветом. Растровое компьютерное изображение состоит из пикселей, расположенных по строкам и столбцам. Также пикселем ошибочно называют элемент светочувствительной матрицы (сенсель – от *sensor element*).

### **Плагнотропный рост**

Рост, параллельный земной поверхности, особенно хорошо выраженный у корневищ многих растений.

### **Поворотная симметрия**

Симметрия, при которой объект совмещается сам с собой при повороте вокруг некоторой оси на угол, равный  $360^\circ/n$ , где  $n = 2, 3, 4...$

### **Преобразования симметрии**

Симметрия тела определяется совокупностью тех перемещений, которые совмещают тело с самим собой; об этих перемещениях говорят как о преобразованиях симметрии (поворот вокруг прямой линии; отражения относительно плоскости (зеркальные отражения); отражения относительно точки; параллельные переносы пространства как целого; также их сочетания).

### **Принцип Кюри**

Формулируется следующим образом: если определенные причины вызывают соответствующее следствие, то элементы симметрии причин должны проявляться в вызванных ими следствиях. Если в каких-либо явлениях обнаруживается определенная диссимметрия, т. е. нарушение симметрии, то эта же диссимметрия должна проявляться в причинах, их породивших.

### **Принцип Неймана**

Постулат, устанавливающий связь симметрии макроскопических физических свойств кристалла с симметрией его внешней формы. Согласно принципу Неймана, группа симметрии любого физического свойства  $G_{CB}$  должна включать в себя все элементы точечной группы симметрии кристалла  $K$ , т. е.  $K \subseteq G_{CB}$ . Таким образом, физическое свойство может обладать более высокой симметрией, чем точечная группа кристалла. Принцип Неймана утверждает лишь возможность существования у кристалла свойств, удовлетворяющих указанному условию, но не требует их обязательного наличия, т. е. принцип Неймана является необходимым, но недостаточным условием существования у кристалла конкретных физических свойств.

### **Псевдосимметрия**

Понижение симметрии производной структуры до некоторой подгруппы пространственной структуры симметрии базисной структуры. Псевдосимметричные структуры – это «почти симметричные» структуры.

### **Симметрия**

Симметрия есть инвариантность физической или геометрической системы по отношению к различного рода преобразованиям.

### **Симметрограмма**

Симметрограмма представляет собой график зависимости величины псевдосимметрии от угла, на который производится поворот объекта относительно исходного изображения, согласно заданному шагу по углу.

## **Таблица Кэли**

Таблица, которая описывает структуру конечных алгебраических систем путем расположения результатов операции в таблице, напоминающей таблицу умножения. Названа в честь английского математика Артура Кэли. Таблица имеет важное значение в дискретной математике, в частности в теории групп. Позволяет выяснить некоторые свойства группы, например является ли группа абелевой, найти центр группы и обратные элементы элементов группы. В высшей алгебре таблицы Кэли могут также использоваться для определения бинарных операций в полях, кольцах и других алгебраических структурах.

## **Теория групп**

Теория групп – раздел общей алгебры, изучающий алгебраические структуры, называемые группами, и их свойства.

## **Точечные группы симметрий**

Группы симметрии, операции которых оставляют хотя бы одну точку пространства на месте, называются точечными группами симметрии. Типичные примеры точечных групп – группа вращений, группа линейных преобразований, зеркальная симметрия.

## **Трансляционная симметрия**

Трансляционная симметрия – тип симметрии, при которой свойства рассматриваемой системы не изменяются при сдвиге на определенный вектор, который называется вектором трансляции. Например, однородная среда совмещается сама с собой при сдвиге на любой вектор, поэтому для нее свойственна трансляционная симметрия.

## **Унифациальные листья**

Листья, имеющие, за исключением основания, округлые в поперечном сечении очертания. Такие листья возникают в результате недоразвития верхней адаксиальной поверхности. В крайнем выражении этого процесса верхняя поверхность исчезает совершенно, а проводящие пучки образуют кольцо с ксилемой, обращенной к центру.

## **Флуктуирующая асимметрия**

Флуктуирующая асимметрия организмов по билатеральным признакам – случайное макроскопическое событие, заключающееся в независимом проявлении либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах тела, но в разной степени выраженных признаков.

## **Циклическая группа**

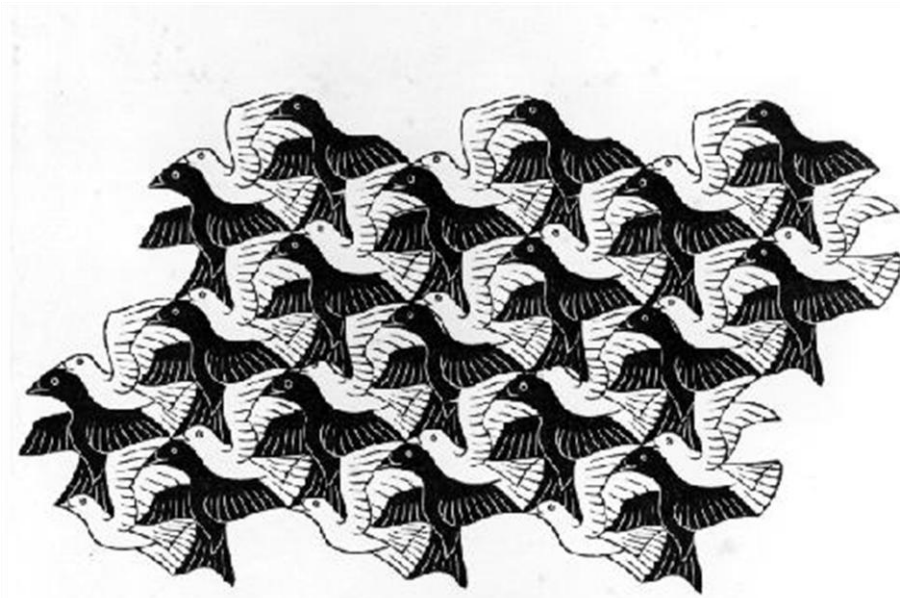
Группы, обладающие одним генератором, называются циклическими. В циклической группе все элементы представляют собой «степени» одного генератора.

## Элементы симметрии

Геометрический образ, связанный с операцией симметрии, которым она обозначается. Для операций поворота элементом симметрии является прямая, вокруг которой производится поворот и которая называется *поворотной осью симметрии*. Для операции отражения – плоскость, в которой производится отражение, называемая *зеркальной плоскостью симметрии*. Для операции инверсии элементом симметрии является точка, относительно которой происходит отражение. Такая точка называется *центром инверсии*.



КОМПЛЕКС  
ПРОГРАММНЫХ ПРОДУКТОВ  
BioPs



М. Эшер. Мозаика с птицами. 1949, резьба по дереву





Попытайтесь, разглядывая обычную фотографию, заглянуть за предметы, находящиеся на переднем плане. Вам это, конечно, не удастся. Ведь фотография – это плоское изображение объемной сцены, полученное из определенной точки зрения.

М. Франсон

## ОПИСАНИЕ КОМПЛЕКСА ПРОГРАММНЫХ ПРОДУКТОВ BioPs

**Начало работы.** Программа запускается через файл *BioPsLeaf.exe* или *BioPs Flower.exe*. Открывается окно программы, в левом верхнем углу которого представлено меню (рис. 1).

Меню «**Файл**» представлено следующими пунктами:

- «**Новый проект**» – позволяет создавать новые проекты;
- «**Открыть изображения**» – открывает одно или несколько изображений (не рекомендуется одновременная работа более чем с 10 изображениями), автоматически создавая новый проект под каждое изображение;
- «**Открыть проект**» – открывает уже существующие проекты;
- «**Сохранить проект**» – сохраняет уже существующий проект с внесенными в него изменениями или, если проект еще не был сохранен, сохраняет новый проект, требуя указать путь к тому месту на жестком диске или съемном носителе информации, где его необходимо сохранить, а также задать имя этому проекту;
- «**Сохранить проект как...**» – сохраняет новый проект, требуя указать место на жестком диске или съемном носителе информации для его сохранения и дать имя этому проекту;
- «**Выход**» – выход из программы.

Меню «**Статистика**» позволяет создавать или открывать уже существующий файл статистики. Работа со статистикой будет описана ниже.

Меню «**Окна**» позволяет располагать окна проектов удобным для оператора образом, осуществлять переходы между ними, сворачивать и закрывать все открытые окна проектов.

Непосредственно под строкой меню, в левом верхнем углу экрана, располагаются кнопки, дублирующие команды меню «**Файл**» и «**Статистика**», при подведении курсора к которым появляется соответствующая подсказка.

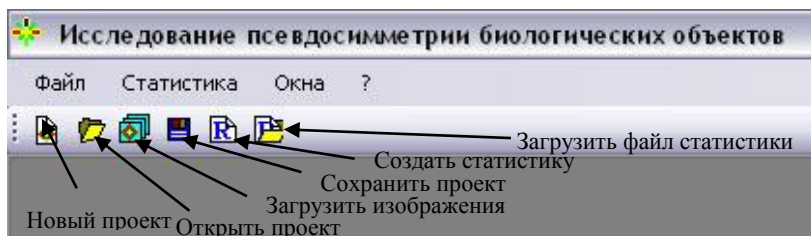


Рис. 1. Вид строки меню для комплекса программ BioPs












Рис. 2. Вид меню работы с изображением

**Работа с изображениями.** Открыть оцифрованное изображение объекта можно тремя способами:

1. Через меню «Файл» – «Открыть изображение», указав его месторасположение на жестком диске или съемном носителе информации;
2. С помощью соответствующей кнопки «Загрузить изображения», расположенной под строкой меню (рис. 1);
3. С помощью клавиши F3.

После того как изображение было открыто, в окне программы появляется выбранное изображение, но не цветное, а в оттенках серого (256 градаций от 0, который соответствует абсолютно черному цвету, до 255 – абсолютно белого цвета).

Для работы с изображением в программе существует несколько встроенных функций. Кнопки редактора изображения располагаются в правом верхнем углу окна программы (рис. 2).

	– «Импорт изображения» – аналог команды «Открыть изображения» в уже созданном проекте
	– «Увеличить / уменьшить изображение» – изменение масштабов отображения уже открытого изображения
	– «Инvertировать изображение» – производит инверсию яркостей пикселей, например всем пикселям, имеющим яркость 255 (абсолютно белый), присваивает яркость 0 (абсолютно черный). Данная функция необходима, если объект плохо выделяется на общем фоне
	– «Отметить центр поворота» для программы <b>BioPsFlower</b> – «Отметить плоскость симметрии» для программы <b>BioPsLeaf</b>
	– «Увеличить / уменьшить яркость» изображения
	– «Обработка фона» – предлагаются различные варианты обработки фона активного изображения
	– «Поворот изображения» на указанный угол в градусах (по умолчанию угол равен 10°)
	– «Восстановить изображение из файла» – отменяет все предыдущие преобразования изображения
	– «Отмена изменений» / «Восстановить изменение» – позволяет пошагово отменять / восстанавливать изменения. Удобно для возврата изменений в случае ошибки

Несмотря на то, что перед тем как загрузить изображение в программу, необходимо в графическом редакторе сделать фон, на котором находится изображение, абсолютно черным, иногда возникает необходимость отредактировать фон в

самой программе. Для этого программа предоставляет несколько алгоритмов работы с изображением.

1. При работе с оцифрованным изображением листовой пластинки может возникнуть необходимость *«отрезать черешок»*. Для этого левой клавишей мыши выбираем ту область, которую необходимо удалить. При этом выделенная область закрасится черным. Это также помогает удалять небольшие дефекты фона, которые были допущены при работе в графическом редакторе.

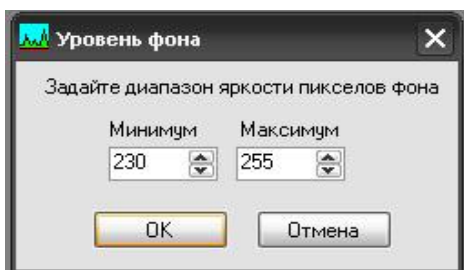
2. При недостаточной «чистоте» фона можно воспользоваться кнопкой *«Обработка фона»*, расположенной в меню работы с изображением, описанном выше. В этом случае предоставляется несколько вариантов:

- *«Удалить фон по уровню»*;
- *«Автоматическое удаление фона»*;
- *«Бинаризация изображения»* – переводит все изображение в черно-белый диапазон яркостей. Пикселам присваивается яркость только 0 и 1 (черный и белый);
- *«Приведение к стандартному диапазону яркости (0-255)»* – приводит изображение к диапазону яркости 256 градаций серого цвета (0–255).

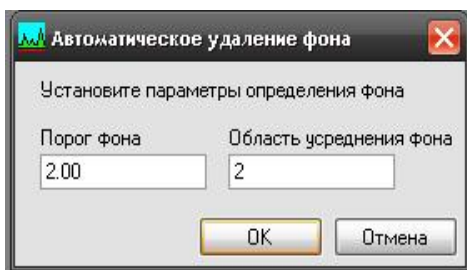
При выборе функции *«удаление фона по уровню»* появляется диалоговое окно (рис. 3А), в котором предлагается задать диапазон яркости пикселей от 0 до 255. Помня о том, что пиксели с нулевой яркостью – это абсолютно черный цвет, а пиксели с яркостью 255 – это абсолютно белый цвет, можно задать диапазон яркости пикселей, которому будет автоматически присваиваться нулевая яркость при его обнаружении на изображении. Это может быть полезно в двух случаях.

Во-первых, если фон, с которым ведется работа, не является абсолютно черным, а имеет видимые отклонения. В этом случае задаем диапазон яркости пикселей, например от 0 до 30, и если отклонения фона лежали в этих пределах, то фон станет абсолютно черным. Если же отклонения от абсолютно черного фона еще остаются, то необходимо повторить процедуру, увеличив при этом диапазон яркости пикселей.

Во-вторых, может быть ситуация, обратная первой. Если на изображении присутствуют дефекты фона, близкие по яркости пикселей к 255, то есть белому цвету, то необходимо задать обратную величину яркости пикселей – от 230 до 255. Однако по умолчанию при появлении диалогового окна *«Уровень фона»* задаются именно эти значения, таким образом, достаточно просто согласиться с ними нажатием кнопки *ОК* в диалоговом окне. При этом, как и в первом случае, может потребоваться увеличить диапазон яркости пикселей.



А



Б

Рис. 3. Вид диалоговых окон «Уровень фона» (А) и «Автоматическое удаление фона» (Б)

Но как в первом, так и во втором случае необходимо помнить о том, что оцифрованное изображение исследуемого объекта также состоит из пикселей, которые в свою очередь имеют значения яркостей, так что задавать слишком большие диапазоны яркости пикселей не стоит, чтобы не повредить изображение объекта исследования.

При «Автоматическом удалении фона» фоном «заливается» вся область изображения, имеющая малый градиент яркости, замкнутые внутренние области анализу не подлежат, поскольку алгоритм прекратит «протекание», достигнув внешней границы объекта.

Протекание начинается с точек периметра изображения объекта. Для качественной работы данного алгоритма необходимо получить контрастное изображение объекта на однородном фоне, также объект не должен иметь полостей.

При выборе опции «Автоматическое удаление фона» появляется соответствующее диалоговое окно (рис. 3Б), в котором предлагается задать «Порог фона» и «Область усреднения фона». Например, по умолчанию порог фона равен 2.00, а область усреднения фона 2. Это означает, что программа, начиная двигаться по одному пикселу от внешнего края изображения, постоянно сравнивает текущее значение уровня яркости пиксела, в котором она находится, с пикселями на два шага вперед, назад, влево и вправо (область усреднения фона – квадрат со стороной  $N+1$  пикселей, где  $N$  – область усреднения).

Если разность среднего уровня яркости и уровня яркости текущего пиксела по модулю отличаются меньше чем на порог фона (по умолчанию – более чем на две единицы), то текущий пиксел становится пикселем фона с нулевой яркостью.

### АВТОМАТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИООБЪЕКТОВ С ЗЕРКАЛЬНОЙ СИММЕТРИЕЙ

После окончания работы с фоном можно приступить к непосредственной оценке псевдосимметрии. Для этого необходимо задать плоскость симметрии, относительно которой и производится оценка. Для этого в меню работы с изображением с помощью кнопки «Отметить плоскость симметрии» выбирается один из вариантов:

1. «Выбрать плоскость отражения по нескольким точкам (МНК)»;
2. «Отметить центральную жилку»;
3. «Изменить положение плоскости».

**Выбор плоскости отражения по нескольким точкам методом наименьших квадратов.** При выборе соответствующего пункта в меню работы с изображением появится окно, в котором впоследствии будут отображаться координаты заданных точек. Как только данное окно появилось, можно расставить точки, относительно которых будет строиться плоскость отражения. Например, для листовой пластинки провести плоскость отражения будет логично через центральную жилку. Точки рекомендуется ставить в местах изгиба центральной жилки (рис. 4А). Для постановки точки достаточно навести курсор в то место, где необходимо поставить точку, и нажать левую клавишу мыши. После того как все точки будут расставлены, в окне «Выбор точек» нажимаем кнопку «Завершить» и программа автоматически методом наименьших квадратов (МНК) вычислит плоскость отражения и отобразит ее на изображении объекта (рис. 4Б).

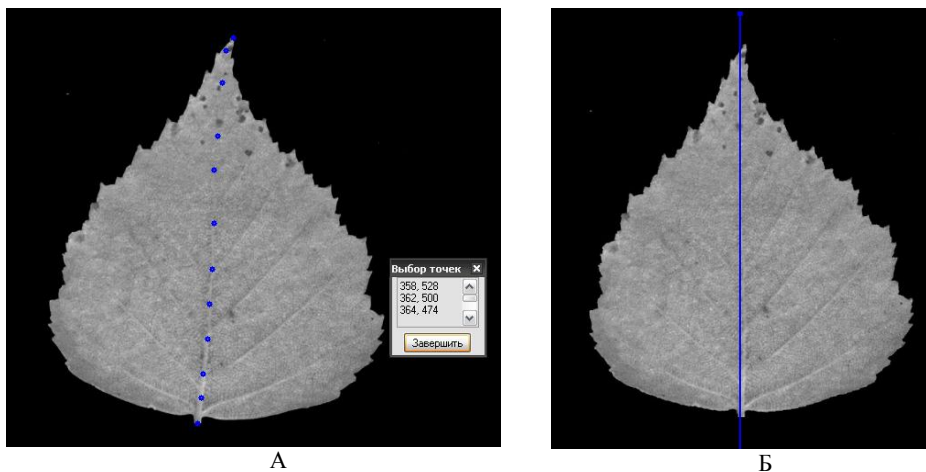


Рис. 4. Выбор плоскости отражения по нескольким точкам методом наименьших квадратов на примере листовой пластинки березы повислой

Необходимо отметить, что первая поставленная точка будет всегда фиксирована. При оценке степени симметричности листовых пластинок первую точку рекомендуется ставить в основании листовой пластинки.

**Отметить центральную жилку.** С помощью этой опции можно отметить «естественную билатеральную плоскость» объекта. Так, для листовой пластинки это будет центральная жилка (рис. 5). Данная процедура осуществляется так же, как и при выборе плоскости отражения по нескольким точкам методом наименьших квадратов. Однако в отличие от вышеупомянутого метода, данная опция только выделяет центральную жилку и отображает плоскость отражения, соответствующую середине всего изображения (рис. 5).

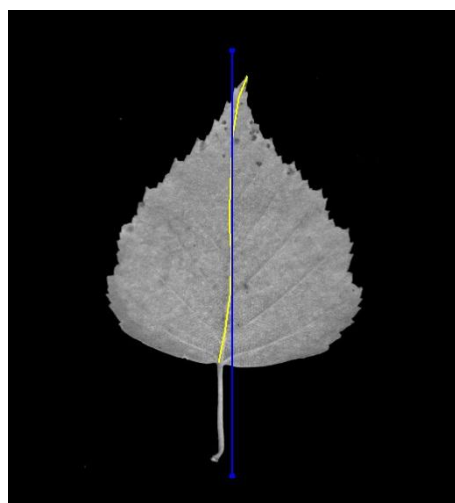


Рис. 5. Вид листовой пластинки березы повислой после выделения центральной жилки

На рис. 5 желтым цветом отмечена центральная жилка, а синим цветом – плоскость отражения.

**Изменить положение плоскости.** При выборе данной опции на экране появится круг с перекрестием, похожим на прицел, центр которого будет соответствовать центру всего изображения. Красная вертикальная линия означает текущее положение плоскости отражения (рис. 6А). Для того чтобы задать положение плоскости, необходимо переместить данный «прицел» так, чтобы его центр находился в основании листовой пластинки. Для этого левой клавишей мыши захватываем его и перемещаем. После этого начинаем его вращать таким образом, чтобы красная вертикальная линия была максимально совмещена с центральной жилкой. Для вращения используем клавиши **Page Up** (осуществляет вращение по часовой стрелке) и **Page Down** (осуществляет вращение против часовой стрелки). Над кругом будет отображено количество градусов, на которое совершен поворот (рис. 6А). Над кругом будет отображено количество градусов, на которое совершен поворот (рис. 6А). После того как будет совершено совмещение, нажмите клавишу «Ввод» (Enter) – будет проведена плоскость отражения, а изображение будет повернуто так, чтобы проведенная плоскость вернулась в вертикальное положение (рис. 6В).

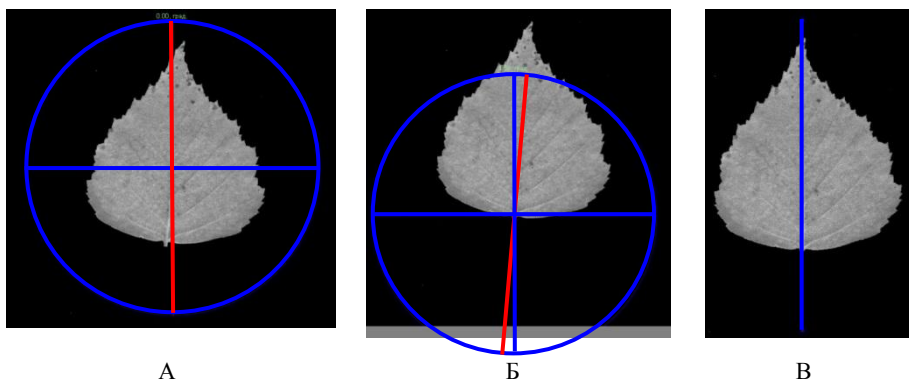


Рис. 6. Выбор плоскости отражения с помощью функции «Изменить положение плоскости» на примере листовой пластинки березы повислой

**Вычисление псевдосимметрии (степени инвариантности) объекта.** После того как одним из предлагаемых способов задана плоскость отражения, можно приступить к вычислению псевдосимметрии исследуемого объекта. Для этого в правом нижнем углу окна программы нажимаем кнопку «Вычислить» и переходим на вкладку «Псевдосимметрия». На вкладке «Псевдосимметрия» будет выведен отчет (рис.7). В первой части отчета содержится информация об изображении: его местонахождение на жестком диске, ширина, высота, а также координаты плоскости симметрии. Во второй части – результаты оценки псевдосимметрии (степени инвариантности), площадь листа, периметр листа, длина окружности, ограничивающей круг, площадь которого равна площади листа, радиус окружности, длина которой равна периметру листа, радиус окружности, ограничивающей круг, площадь которого равна площади листа, и степень изрезанности листа.

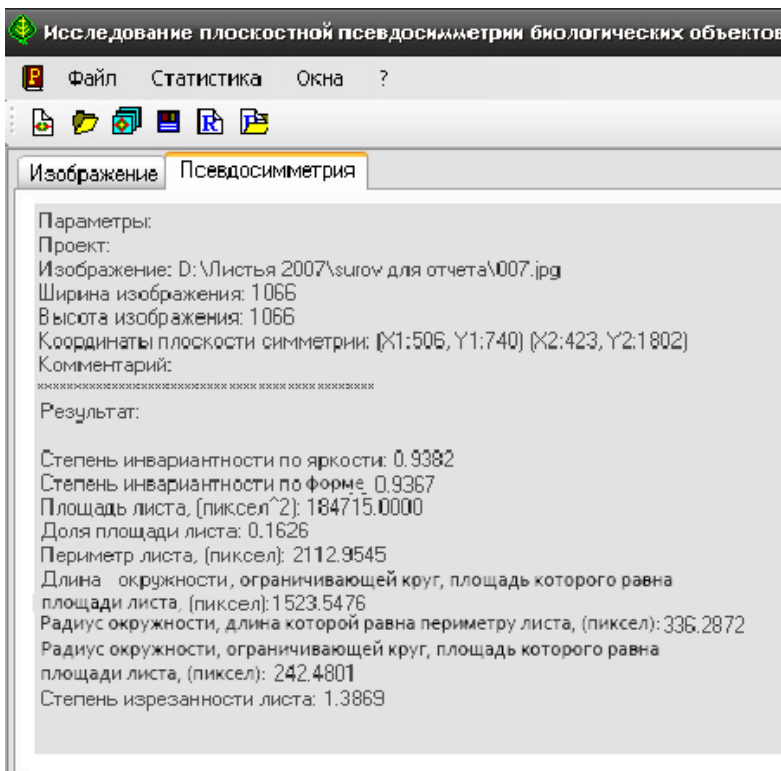


Рис. 7. Результаты вычисления величины псевдосимметрии объекта

**Степень инвариантности.** В данной программе реализованы два подхода к вычислению псевдосимметрии. Первый подход – это вычисление псевдосимметрии с учетом яркости пикселей, когда в расчете участвуют все значения яркости пикселей от 1 до 255. В этом случае учитываются не только различия между правой и левой сторонами объекта по их абсолютной величине, но и неоднородность по яркости пикселей внутри объекта. Второй подход – без учета яркостей пикселей, при этом неоднородности внутри объекта не учитываются. Яркость пикселей фона равна 0, а яркость пикселей объекта равна 255. Другими словами, для программы наш объект выглядит как белое пятно на черном фоне с проведенной через него (объект) плоскостью симметрии.

**Площадь листа ( $S_n$ ).** Площадь листа – это площадь листовой пластинки (объекта), измеренная в квадратных пикселях (рис. 8). В данном примере она составляет 184715 пикселей<sup>2</sup>. Вычисление площади происходит автоматически.

**Периметр листа ( $P_n$ ).** Периметр листа – это общая длина границы листовой пластинки шириной в один пиксел. Для данного примера он составляет 21129545 пикселей.

**Степень изрезанности листовой пластинки ( $I$ ).** Как известно, большинство листьев обладают зубчатыми краями. При этом зубчики могут быть различной величины и встречаться с различной частотой. Благодаря такому строению листьев их периметр возрастает. Показатель степени изрезанности рассчитывается как отношение периметра листовой пластинки к длине окружности ( $L$ ), ограничива-



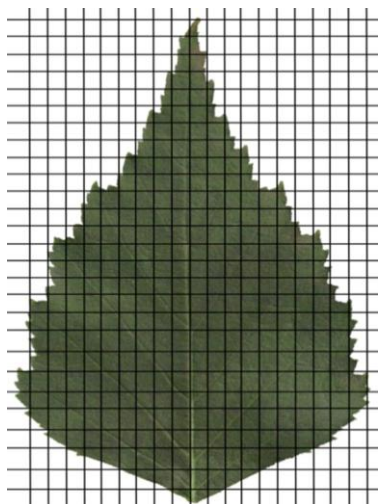


Рис. 8. Пример отображения оцифрованного изображения листовой пластинки по пикселям

ющей круг, по площади равный площади листа. В данном примере степень изрезанности составляет 1,3869. Таким образом:

$$I = \frac{P_l}{L}.$$

Данный показатель рассчитывается автоматически. При этом его вычисление производится следующим образом – изначально площадь листа приравняется к площади круга:

$$S_l = S_k = \pi R^2,$$

где  $S_l$  – площадь листовой пластинки,  $S_k$  – площадь круга,  $R$  – радиус круга, по площади равного площади листовой пластинки. Отсюда находим  $R$ :

$$R = \sqrt{\frac{S_k}{\pi}}.$$

Тогда длину окружности, ограничивающей круг, по площади равный площади листа, можно вычислить по формуле:

$$L = 2\pi R = 2\pi \sqrt{\frac{S_k}{\pi}}.$$

Таким образом, степень изрезанности листа вычисляется так:

$$I = \frac{P_l}{2\pi \sqrt{\frac{S_l}{\pi}}}.$$

#### АВТОМАТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПСЕВДОСИММЕТРИИ БИОБЪЕКТОВ С ПОВОРОТНОЙ СИММЕТРИЕЙ

Приведем пример результатов расчета поворотной симметрии для реального биологического объекта – цветка душистого табака (рис. 9А). Сразу отметим, что подобные объекты, обладающие насыщенной и темной окраской, при переводе из цветного изображения в изображение с 256 градациями серого цвета на черном фоне плохо различимы (рис. 9Б). Для более удобной работы рекомендуется произвести инверсию изображения, после чего отредактировать фон одним из способов, описанных выше, чтобы придать ему абсолютно черный цвет. Пример конечного преобразования представлен на рис. 9В.

Необходимо отметить, что, даже получив подобное изображение, работу проводят с 256 градациями серого цвета. Однако если цветовые характеристики не представляют особого интереса, то после инверсии можно произвести бинаризацию изображения и работать непосредственно с двумя градациями: 0 – абсолютно черный (фон), 255 – абсолютно белый (изображение изучаемого объекта). В данном случае производится расчет величины псевдосимметрии исключительно по форме.

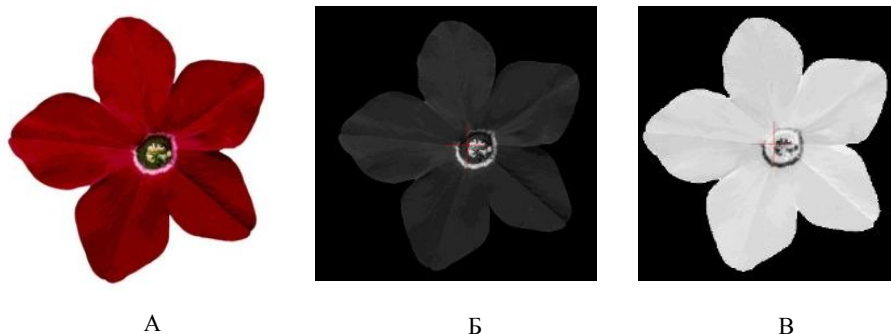


Рис. 9. Внешний вид цветка душистого табака: А – без изменений; Б – при загрузке изображения в программу и его автоматическом переводе из цветного изображения в изображение с 256 градациями серого; В – вид цветка при применении операции инверсии цвета и повторной обработки фона

Подобная операция остается на усмотрение экспериментатора в зависимости от используемого им объекта и стоящих перед ним задач.

После того как изображение было загружено в программу и были проведены все необходимые операции с фоном, описанные в начале данного руководства, можно приступить непосредственно к оценке показателя поворотной псевдосимметрии исследуемого объекта.

В меню работы с изображением через кнопку *«Отметить центр поворота»* выбираем один из предложенных вариантов:

1. «Выбрать центр поворота вручную».

При выборе данного пункта курсор при наведении на изображение превращается в перекрестие. Для выбора центра поворота необходимо навести его в центр исследуемого объекта, после чего нажать левую кнопку мыши.

2. «Автоматический поиск центра поворота».

При автоматическом поиске центра поворота программа ставит центр относительно всего изображения, включая окружающий фон. Так, например, если изображение по осям абсцисс и ординат будет занимать по 301 пикселу, то центр будет выбран на пересечении 151-х пикселов по данным осям.

После того как задан центр поворота, можно приступить непосредственно к оценке поворотной псевдосимметрии. Для этого, как и в программе *BioPsLeaf*, переходим на вкладку *«Псевдосимметрия»* (рис. 10). В открывшемся окне предлагается задать несколько параметров, относительно которых будут производиться расчеты.

Во-первых, можно задать начальный и конечный углы, относительно которых будут производиться расчеты. Данная операция необходима, если нужно оценить величину псевдосимметрии только части объекта (сектор). Начало отсчета находится в верхней точке пересечения перпендикуляра, опущенного на ось абсцисс от выбранного центра поворота. Дальнейший расчет происходит при повороте по часовой стрелке. Необходимо отметить, что координатная сетка в данном случае программная, то есть начало координат находится в верхнем левом углу изображения (рис. 11).

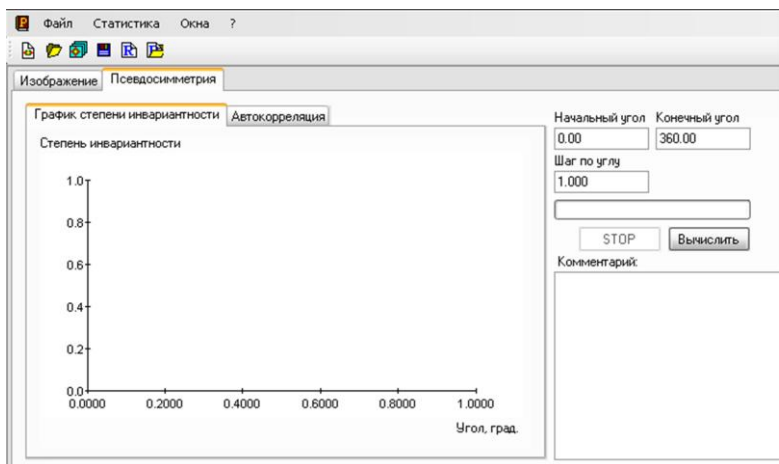


Рис. 10. Вид окна «Псевдосимметрия» программы BioPsFlower

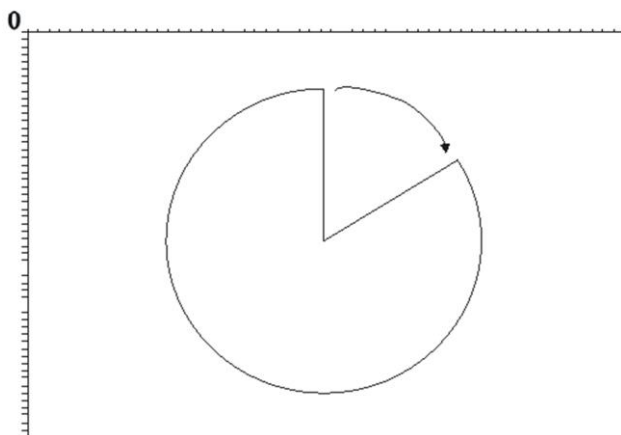


Рис. 11. Координатная сетка программы и направление поворота исследуемого объекта

Во-вторых, можно задать «Шаг по углу», т.е. задать то значение угла, через которое будет производиться расчет. Так, например, если начальный угол задать  $0^\circ$ , конечный угол задать  $360^\circ$ , а шаг по углу задать  $1^\circ$ , то всего будет получено 360 значений псевдосимметрии (для каждого угла в отдельности). При этом, если при прочих равных мы зададим шаг по углу, например  $5^\circ$ , то получим всего 72 значения псевдосимметрии (по 1 значению через каждые  $5^\circ$ ).

После того как были заданы все параметры для вычисления, нажимаем левой клавишей мыши кнопку «Вычислить». В верхней левой части окна «Псевдосимметрия» на вкладке «График степени инвариантности» видим процесс создания «Симметрограммы» (рис. 12). Кроме «Симметрограммы» программа строит «Автокорреллограмму». Чтобы увидеть результат построения автокорреллограммы, необходимо перейти на вкладку «Автокорреляция» (рис.13).

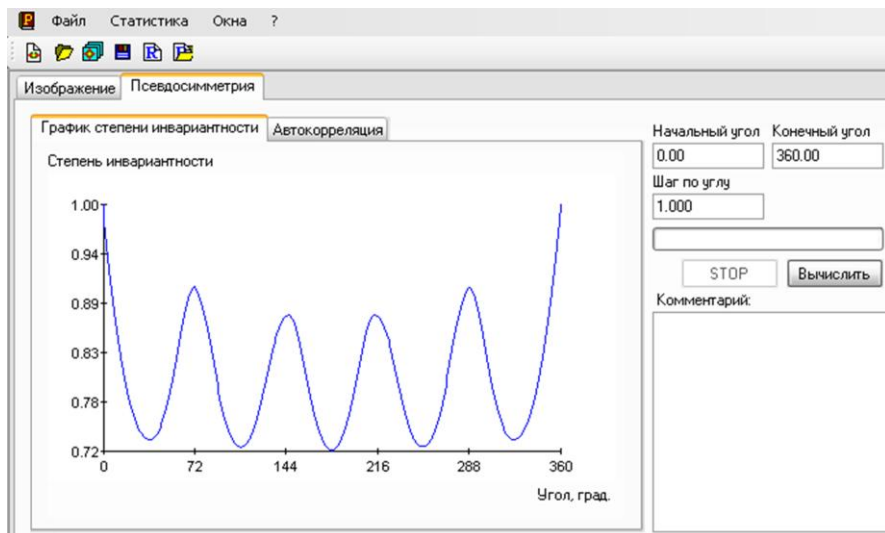


Рис. 12. Построение симетрограммы в окне «Псевдосимметрия» на вкладке «График степени инвариантности»

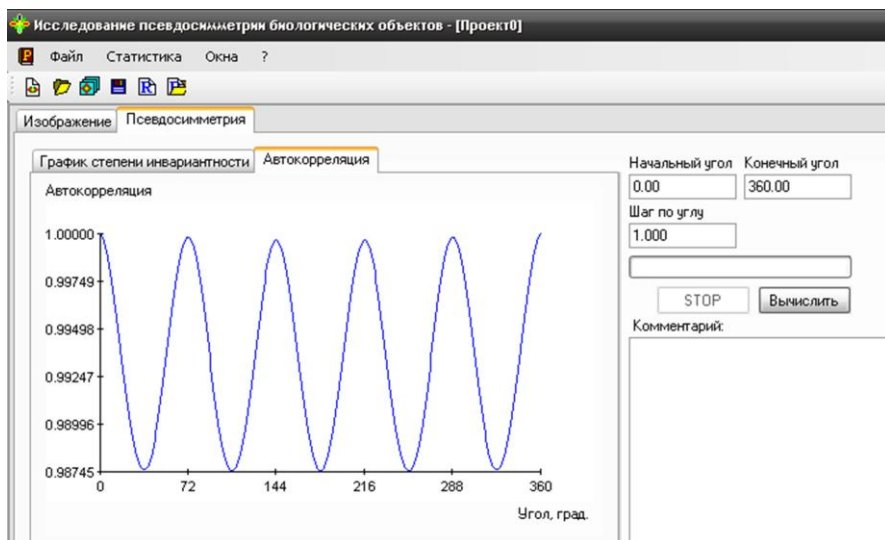


Рис. 13. Вид окна «Псевдосимметрия» на вкладке «Автокорреляция»

Данная функция полезна при незначительных пиках симетрограммы или при затруднении отличить пики симетрограммы от возникающего шума в симетрограмме из-за большого количества лепестков и малых промежутков между ними (например, при исследовании цветков ромашки).

На графиках (рис. 12 и 13) хорошо видны 5 локальных максимумов при углах поворота  $\sim 72^\circ$ ,  $144^\circ$  ...  $360^\circ(0^\circ)$ , что говорит об оси симметрии 5-го порядка и дает основание в данном случае провести 5 плоскостей отражения ( $m_1 \dots m_5$ ) через

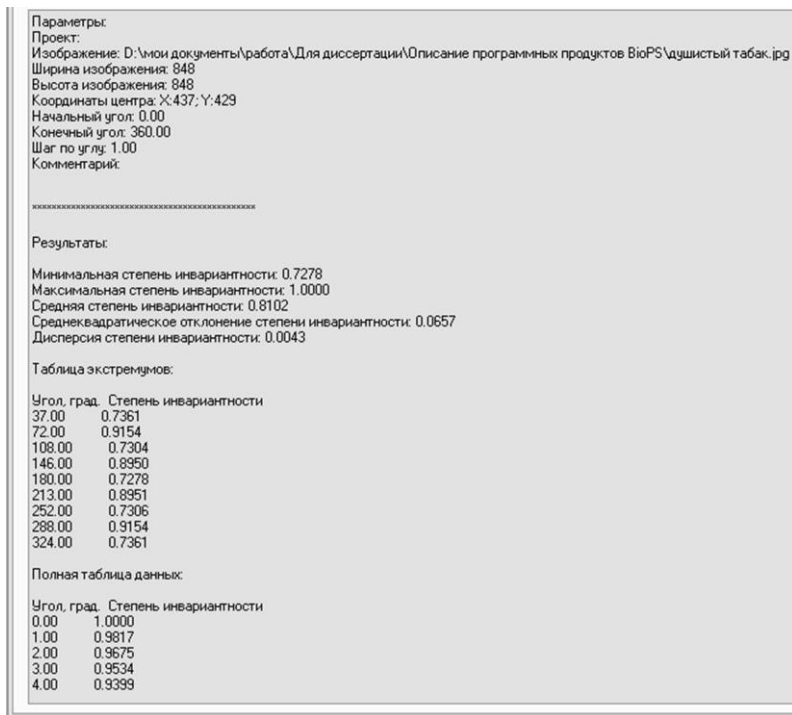


Рис. 14. Вид окна отчета

лепестки. Провести плоскости через каждый лепесток для измерения билатеральной псевдосимметрии можно тем же способом, что и при изучении псевдосимметрии листовой пластинки (программа *BioPsLeaf*).

Как и в программе *BioPsLeaf*, под графиками выводится отчет (рис. 14). В данном отчете представляется информация об исходном изображении (местонахождение на жестком диске или съемном носителе, ширина и высота изображения) и о заданных параметрах исследования (координаты заданного центра, начальный и конечные углы, а также заданный шаг по углу).

Основная часть отчета содержит следующую информацию:

- Минимальная степень инвариантности (псевдосимметрии);
- Максимальная степень инвариантности (псевдосимметрии);
- Средняя степень инвариантности (псевдосимметрии);
- Среднеквадратичное отклонение степени инвариантности (псевдосимметрии);
- Дисперсия степени инвариантности (псевдосимметрии);
- Таблица экстремумов (по степени инвариантности – псевдосимметрии);
- Полная таблица данных (по степени инвариантности – псевдосимметрии);
- Таблица экстремумов автокорреляционной функции;
- Таблица автокорреляционной функции.

Как и в программе *BioPsLeaf*, в данной программе существует возможность составлять комментарии для каждого из проектов. Это можно сделать до того, как произведено вычисление величины псевдосимметрии. Область для комментариев находится под окном задания параметров вычисления.

При работе с графиками предусмотрены несколько функций. Если навести курсор на график, то появятся горизонтальная и вертикальная линии, а в верхнем правом углу появятся координаты этих линий. Горизонтальной линии соответствует координата  $Y$  – величина псевдосимметрии (для симметрограммы) или величина автокорреляции (для автокоррелограммы). Вертикальной линии соответствует координата  $X$  – для графиков обоих типов она показывает угол поворота. Кроме того, для графиков существует контекстное меню, вызываемое щелчком правой кнопки мыши на графике. В меню представлены всего две функции: предлагается сохранить данный график как растровое изображение в формате bmp, а также можно произвести настройку внешнего вида графика с помощью пункта «Свойства...». Окно «Свойства графика» представлено на рис. 15.

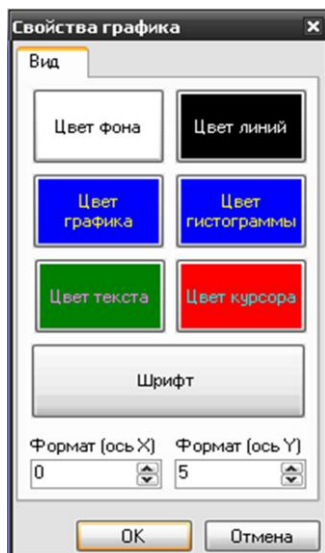


Рис. 15. Окно «Свойства графика»

В данном окне можно настроить цветовые характеристики графика, а также при помощи кнопки «Шрифт» задать тип шрифта, его начертание, размер и цвет. Кроме того, в данном окне можно задать количество знаков дробной части в подписях по осям абсцисс и ординат.

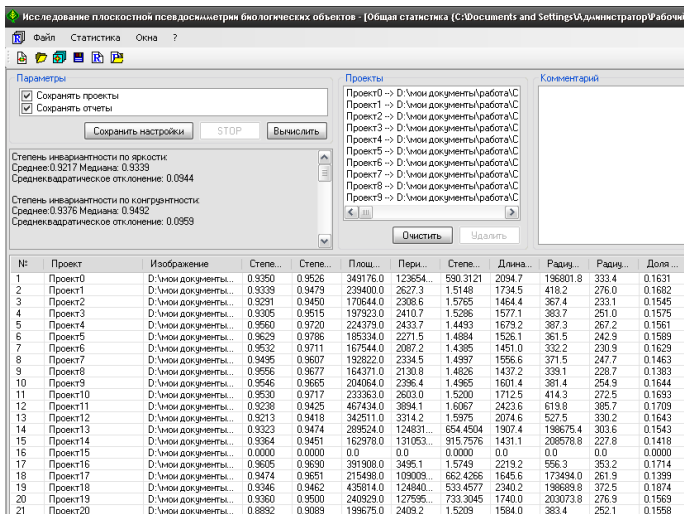
## РАБОТА СО ВСТРОЕННОЙ СТАТИСТИКОЙ

В комплекс программных продуктов BioPs встроена функция работы с элементарной статистикой.

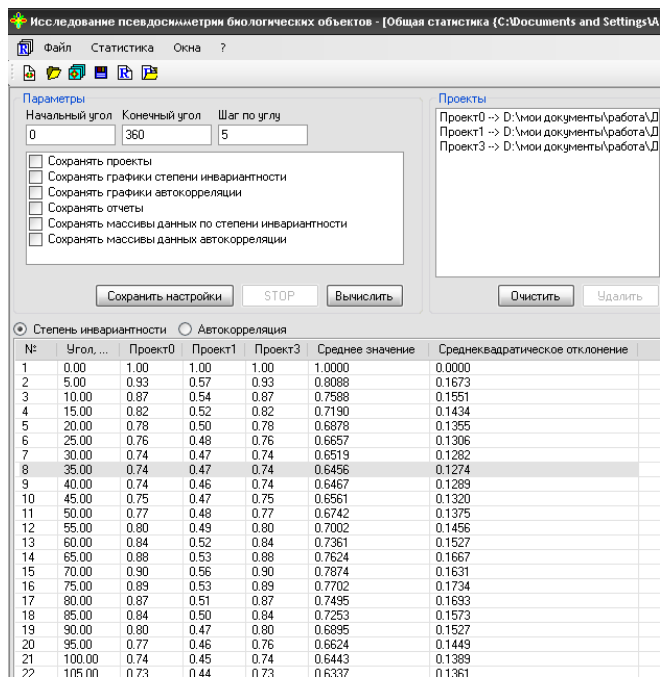
После того как были произведены расчеты величины псевдосимметрии в той или иной программе из предлагаемого комплекса, можно создать файл статистики. Для его создания необходимо в верхнем меню выбрать пункт «Статистика», в котором в свою очередь выбрать пункт «Создать статистику». При выборе данного пункта меню появится окно, в котором необходимо указать путь к тому месту на жестком диске или съемном носителе, где будет сохранен файл статистики. После того как путь к месту сохранения файла статистики задан, нажимаем кнопку *OK*. В итоге появляется окно статистики (рис. 16А, Б).

В случае программы *BioPsLeaf* в верхнем левом углу находятся два пункта, отметив которые можно автоматически сохранить созданные проекты и полученные отчеты. При этом сохранение происходит там же, где изначально был сохранен файл отчета. В этом случае автоматически создаются две новые папки *Projects* и *Reports*, а также собственно два файла статистики (*Report*). Первый файл сохраняется в формате программы (*bsl*), а второй – в формате программы Microsoft Excel. Такая же возможность представляется и в программе *BioPsFlower*, но кроме сохранения файлов отчетов и проектов возможно также сохранять графики степени инвариантности и автокорреляции. При этом автоматически будут созданы четыре папки:

- Charts of autocorrelation – в этой папке лежат графики автокорреляции в виде точечных рисунков в формате bmp;



А



Б

Рис. 16. Вид окна статистики: А – для программы *BioPsLeaf*; Б – для программы *BioPsFlower*

- Charts of pseudosymmetry – в этой папке лежат графики степени инвариантности в виде точечных рисунков в формате bmp;
- Data of autocorrelation – в данной папке находятся файлы отчетов по каж-

дому из проектов в отдельности, содержащие данные о величине автокорреляции для каждого из углов поворота. Отчеты сохраняются в формате программы Microsoft Excel;

- Data of Pseudosymmetry – в данной папке находятся файлы отчетов по каждому из проектов в отдельности, содержащие данные о величине степени инвариантности при каждом из углов поворота. Отчеты сохраняются в формате программы Microsoft Excel.

Количественная оценка степени симметрии цветка душистого табака, используемого в примере, показывает, что минимальное значение поворотной симметрии среди значений ее локальных максимумов составляет  $\eta = 0,87$  при углах поворота  $144^\circ$  и  $216^\circ$ . В свою очередь, минимальное значение симметрии  $\eta = 0,82$  зеркального отражения имеет место в плоскости  $m_1$ .

При работе со статистикой в программе *BioPsFlower*, наведя курсор на любую из строк отчета и нажав правую кнопку мыши, в появившемся контекстном меню можно выбрать один из трех пунктов: «Сохранить отчет по статистике как...», «Гистограмма распределения», «График средних значений».

– «Сохранить отчет по статистике как...» – позволяет сохранить выведенный отчет в формате программы Microsoft Excel.

– «Гистограмма распределения» – строит гистограмму распределения, в которой по оси абсцисс отложена степень инвариантности всех рассматриваемых проектов для угла поворота, соответствующего выбранной строке отчета. По оси ординат отложено количество проектов, в которых значения псевдосимметрии для данного угла поворота совпадают. Так, на рис. 17А приведены данные по трем проектам. Все три проекта созданы на основе одного и того же изображения цветка душистого табака, но проект 0 и проект 3 были взяты без изменений, а проект 1 был сознательно искажен. Таким образом, построим гистограмму для одного из характерных углов поворота, равного  $144^\circ$ , в котором данный цветок обладает наименьшей величиной псевдосимметрии (0.87) (рис. 17А). Из рисунка видно, что проекты 0 и 3 при угле поворота  $144^\circ$  имеют величину псевдосимметрии 0,87, а проект 1 имеет величину псевдосимметрии равную 0,50.

– «График средних значений» (рис. 17Б). При этом находится среднее значение для каждого угла поворота из всех загруженных проектов (изображений), на основании которых и строится график.

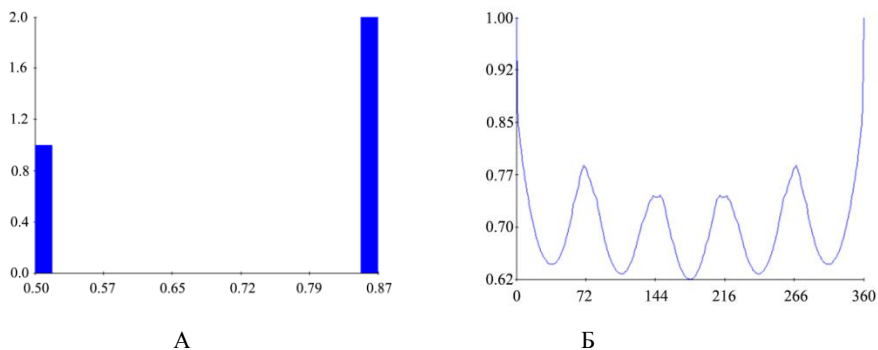


Рис. 17. Гистограмма распределения (А) и график средних значений степени инвариантности (Б)



На рис. 17Б представлено по сути усредненное изображение, которое впоследствии может быть использовано как эталонное для сравнения с графиком степени инвариантности для каждого отдельного проекта, но только при условии достаточно большой выборки, по которой строится усредненное изображение. Достаточность объема выборки для построения усредненного изображения определяется эмпирически в зависимости от типа изучаемого объекта (растения), его распространенности и доступности. Кроме того, можно сравнивать усредненные изображения, полученные от цветков, собранных в различных биотопах, например на антропогенно-трансформированной территории и на контрольной территории.

Таким образом, программа для вычисления поворотной симметрии имеет богатый набор возможностей по пакетной обработке массива однотипных изображений, соответствующих экземплярам цветков одного вида. Она позволяет выявлять локальные максимумы угловых зависимостей поворотной симметрии путем вычисления соответствующих автокорреляционных функций. 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 текстовых таблиц. Реализован полноценный экспорт файлов отчетов, содержащих результаты расчетов как по отдельному объекту, так и по их массиву.



КОМПЛЕКС  
ПРОГРАММНЫХ ПРОДУКТОВ  
SYMMETRY 3D



М. Эшер. Три мира. 1955, литография



Воксель (Voxel) – предмет, создаваемый в «компрессоре пикселей».

Воксель нельзя потерять при смерти, но при очистке на «очистительной станции» теряется до 40% пикселей.

*Starboun  
(Компьютерная инди-игра<sup>1</sup>)*

## ОПИСАНИЕ КОМПЛЕКСА ПРОГРАММНЫХ ПРОДУКТОВ SYMMETRY 3D

**М**етоды количественной оценки псевдосимметрии объектов, для корректного описания формы и симметрии которых принципиально необходимо учитывать их объемность, неизбежно базируются на использовании трехмерных, так называемых 3D-изображений. Основным инструментальным средством для получения таких изображений может являться оптический 3D-сканер и соответствующее программное обеспечение.

### ОПТИЧЕСКИЙ 3D-СКАНЕР RANGEVISION

С базовыми техническими характеристиками 3D-сканеров можно ознакомиться на примере оптического 3D-сканера Rangevision, в комплектации Advanced и с соответствующим программным обеспечением (RangeVision ScanCenter и RangeVision ScanMerge), который был применен при написании этой книги.

**Системные требования** к компьютеру для работы с 3D-сканером:

- операционная система не ниже Windows 7;
- процессор не ниже Intel Core i5 с частотой от 2.0 GHz;
- оперативная память не менее 4 Gb;
- видеокарта с выходом на второй монитор;
- 3 свободных usb-порта.

**Технические характеристики 3D-сканера:**

- разрешение камер: 2 Мрiх;
- диагональ матрицы: 1/1.8”;
- время сканирования: 12 сек.

Дополнительные технические характеристики приведены в табл. 1.

*Таблица 1*

**Технические характеристики 3D-сканера Rangevision  
комплектации Advanced по зонам сканирования**

Номер зоны сканирования	1	2	3	4
Зона сканирования (Ш×В×Г), мм <sup>3</sup>	460×345×345	300×225×225	133×100×100	66×50×50
Точность 3D-точки, мм	0,085	0,05	0,03	0,03
3D-разрешение, мм	0,3	0,2	0,085	0,043

<sup>1</sup> Инди-игра (англ. *Indie game*, от англ. *independent video game* – «независимая видеоигра») – видеоигра, созданная отдельным разработчиком или небольшим коллективом без финансовой поддержки издателя видеоигр.

**Требования к сканируемому объекту:** сканер анализирует отраженный от поверхности объекта структурированный подсвет, поэтому сканирование должно проводиться в помещении без прямого солнечного света, а также пыли и вибраций. По той же причине сканирование следующих объектов невозможно или сильно затруднено:

- черные или темные объекты;
- прозрачные объекты;
- зеркала;
- бликующие и глянцевые объекты;
- глубокий мех.

Существуют также определенные трудности при сканировании объектов с острыми гранями, с глубокими пазами или отверстиями, тонкостенных объектов. К проблемным можно отнести объекты, содержащие участки большой контрастности (например, черная надпись на белой бумаге). В местах с сильным контрастом возможны геометрические искажения.

**Принципы сканирования.** При съемке одного фрагмента (скана) получается трехмерная модель участка поверхности объекта. Для создания полноценной модели объекта нужно получить участки поверхностей, в своей совокупности повторяющие форму объекта, т.е. отсканировать объект с разных ракурсов. Полученные фрагменты программно объединяются по геометрии поверхности, отсюда вытекает еще одно требование – сканируемый объект должен быть жестким и не менять свою форму за все время сканирования. В противном случае геометрия одного и того же участка поверхности объекта может отличаться и объединить фрагменты в единое целое не получится.

### **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОГРАММЫ SYMMETRY 3D**

Программа Symmetry 3D призвана решать следующие задачи:

- получение исходных трехмерных данных о координатах точек поверхности объекта;
- разработка компьютерных методов расчета характеристик псевдосимметрии трехмерных объектов.

Решение этих задач предполагает:

- предварительную обработку исходных данных 3D-сканирования;
- определение типа и ориентации элементов псевдосимметрии исследуемого объекта, последующий расчет количественных характеристик псевдосимметрии объекта относительно соответствующих операций, в том числе симметрограмм объекта для заданных поворотных осей;
- анализ и обработку полученных расчетных данных и их сохранение в некотором документированном формате, что необходимо, в том числе, для последующей их совместной обработки на некотором массиве однотипных объектов с целью статистического анализа.

Предварительная обработка исходных данных 3D-сканирования заключается, в частности, в представлении объекта в виде совокупности объемных элементов – *вокселей*, что удобно для исследования симметрических характеристик 3D-объектов. Поскольку анализу подвергаются большие массивы данных

3D-сканирования, используются современные технологии параллельных вычислений с применением многоядерных систем и специализированных графических плат.

### **Общий алгоритм определения симметрии (псевдосимметрии) трехмерного объекта**

В процессе обработки данных модели объекта создается трехмерный массив вокселей. Вокселям, не принадлежащим поверхности и внутреннему объему объекта, присваивается нулевое значение, а воксели, принадлежащие объекту, помечаются как ненулевые.

- Поиск операторов симметрии, для которых степень инвариантности исследуемого объекта максимальна. Для этого формируется список типов тестовых элементов симметрии: центр инверсии, поворотные оси различных порядков, в том числе инверсионные, плоскость зеркального отражения. Для каждого тестового элемента симметрии, кроме инверсии, определяется его направление, соответствующее максимальной степени инвариантности исследуемого объекта относительно соответствующих преобразований.

- Анализ полученных данных. На финальной стадии исследования симметрии трехмерного объекта производится формирование списка операторов симметрии с наиболее высокими значениями степеней инвариантности. По данному списку определяется точечная группа симметрии объекта, максимально полно соответствующая его симметрическим характеристикам, операторы группы приводятся к каноническому виду.

Эта последовательность действий реализована в программе **Symmetry 3D**, входящей в комплекс программ **PseudoSymmetry** (Сомов, Чупрунов, 2014). Она позволяет проводить исследования симметрии трехмерных объектов, заданных в формате **STL**. Расчеты производятся по воксельной модели объекта с применением **OpenMP<sup>2</sup>** и **CUDA<sup>®</sup>** технологий<sup>3</sup>.

Таким образом, в программе **Symmetry 3D** реализованы следующие алгоритмы:

- преобразование 3D-объекта в воксельную модель;
- оценка степени инвариантности трехмерного объекта относительно заданного оператора преобразования (DoI – degree of invariance);
- поиск элементов симметрии и их ранжирование по степени инвариантности (псевдосимметрии);
- приведение элементов симметрии к каноническому виду;
- определение точечной кристаллографической группы симметрии, максимально полно описывающей псевдосимметрические характеристики объекта;
- расчет симметрограмм и коррелограмм для заданной оси вращения или плоскости отражения.

**Системные требования:** для использования пакета программ **PseudoSymmetry** (в том числе программы **Symmetry 3D**) необходим персональный компьютер под управлением операционной системы Windows XP/Vista/7/8/8.1/10 (64-bit).

---

<sup>2</sup> <http://openmp.org/wp/>

<sup>3</sup> <https://developer.nvidia.com/cuda-zone>

### Рекомендуемые параметры рабочей станции:

*Процессор:* 4 ядра или более, частота 3.0 ГГц или выше.

*Оперативная память:* 8 Гб или более.

*CUDA-устройство:* видеокарта с поддержкой CUDA или специализированное устройство, спецификация 2.0 или выше. Частота ядра от 800 МГц, число потоков от 1000, ОЗУ 1 Гб или более.

## Характеристика отдельных шагов при работе с программой Symmetry 3D

### Рабочее окно программы

Рабочее окно программы состоит из главного меню программы, панели инструментов, области вкладок и области вывода. Используя главное меню программы, можно выполнить следующие действия:

- импортировать файл отчета для последующего просмотра;
- запустить конвертор файлов отчета;
- посмотреть версию программы.

Панель инструментов позволяет выполнить следующие действия:

- импортировать файл отчета для последующего просмотра;
- запустить конвертор файлов отчета;
- добавить файл модели объекта для последующего обсчета;
- выбрать устройство расчета (CPU – центральный процессор, CUDA – устройство, содержащее графические процессоры GPU).

В области вкладок по умолчанию находится одна вкладка *Calculation*, которая содержит инструментарий для запуска расчетов. После импорта файла отчета появляются новые вкладки, соответствующие разделам отчета.

Область вывода служит для вывода промежуточной отчетной информации. В процессе расчета в эту область выводятся промежуточные результаты, сообщения о предупреждениях и ошибках.

### Параметры расчета

В верхней части вкладки *Calculation* находится список файлов трехмерных объектов, которые необходимо исследовать. Для управления данным списком предусмотрены три кнопки:

*Clear* – очистить список;

*Remove* – удалить выделенные элементы;

*Add file(s)* – добавить файлы объектов в список.

Ниже следует поле выбора пути вывода результатов расчетов (рис.1).

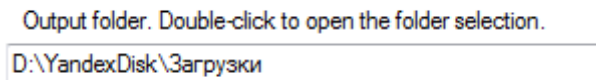


Рис. 1. Путь вывода результатов

Данное поле заполняется автоматически – выбирается путь к последнему выбранному файлу объекта. Если требуется, данный путь можно заменить. Для это-

го необходимо отредактировать поле вручную либо щелкнуть по нему два раза и выбрать нужный каталог в стандартном окне выбора директорий.

Поле *Method* позволяет выбрать метод расчета (рис. 2).

Возможны три варианта:

*Search for symmetry* – метод поиска симметрии трехмерного объекта;

*Symmetrygram* – расчет симметрограммы трехмерного объекта;

*Create 3D-map file* – создание файла трехмерной карты вокселей.

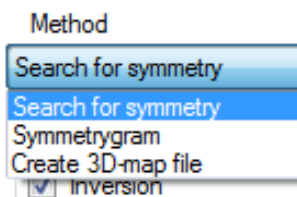


Рис. 2. Выбор метода расчета

Размер карты вокселей задается в поле *Size of 3D-map* (рис. 3). Переключатель *Cube* сигнализирует об эквивалентности размеров карты вокселей для всех трех измерений.



Рис. 3. Размер карты вокселей

При расчетах симметрограмм направление оси вращения задается в поле *Symmetrygram direction* (рис. 4). Данное поле должно содержать компоненты единичного вектора направления оси симметрограммы ( $x$ ,  $y$  и  $z$  соответственно).

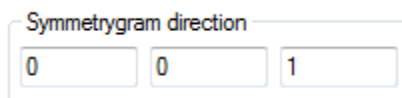


Рис. 4. Направление оси вращения для вычисления симметрограммы

При поиске симметрии трехмерного объекта набор типов тестовых элементов симметрии задается в поле, показанном на рис. 5.

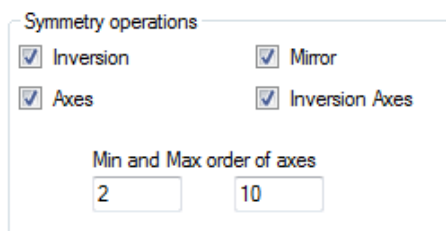


Рис. 5. Тестовые элементы симметрии



В поле, представленном на рис. 5, следует отметить элементы симметрии тех типов, для которых может быть инвариантен исследуемый объект. Минимальный и максимальный порядок инверсионных и поворотных осей задается в числовой форме.

На рис. 6 показаны опции расчетов.

Options

Write 3D-map file

Make solid     Determine the point group     Calculate correlogram

Allow refinement     Generalization of results     Stop on warning    Refine precision: 0.01

Delta for angles (deg): 5.0000    Maximum number of peaks: 20    Refine cycles: 100

Рис. 6. Опции расчетов

*Write 3D-map file* – записать файл с трехмерной картой вокселей. Если имя файла не указано, то запись будет выполнена в тот же каталог, в котором располагается файл модели. Карта будет сохранена в файл с тем же именем, но новым расширением *bfr*.

*Make solid* – предписывает выполнить алгоритм заполнения пустот трехмерного объекта. Данный алгоритм превращает полый объект, заданный поверхностью, в объемный заполненный объект.

*Allow refinement* – предписывает выполнить уточнения направлений элементов симметрии после процедуры их поиска.

*Delta for angles* – некоторый малый угол. Данный параметр задает угол сканирования при поиске направлений элементов симметрии или шаг симметрограммы (в градусах).

*Determine the point group* – предписывает производить поиск точечной группы симметрии трехмерного объекта.

*Generalization of results* – приведение результатов к каноническому виду. Для этого выбираются два элемента симметрии по следующим правилам.

Первый элемент симметрии не является центром инверсии и характеризуется максимальной степенью инвариантности объекта относительно соответствующих этому элементу преобразований (DoI).

Второй элемент симметрии не является центром инверсии, а его направление перпендикулярно направлению первого элемента симметрии, и он также характеризуется максимальной степенью инвариантности объекта (DoI).

Направление первого элемента симметрии принимается как *Z*, второго – *X*. Направления остальных элементов переводятся в этот новый базис.

*Calculate correlogram* – предписывает рассчитывать коррелограмму для полученной симметрограммы.


*Stop on warning* – остановка расчетов в случае, если модель трехмерного объекта не отвечает нужному уровню качества. Например, объект получен путем 3D-сканирования, в результате ошибок которого поверхность объекта имеет разрывы. При высокой детализации (больших размерах карты вокселей) невозможно отличить внутренние воксели объекта от внешних, поэтому в ходе процедуры заполнения объема объекта выдается предупреждение. Если опция *Stop on warning* установлена, то расчет в случае такого предупреждения прекращается.

*Maximum number of peaks* – максимальное число анализируемых элементов симметрии с пиковыми значениями DoI.

*Refine precision* – точность уточнения.

*Refine cycles* – максимальное число циклов уточнения.

### Исследование симметрии трехмерного объекта

Перед началом расчетов необходимо добавить файлы объектов в список расчетов. Для этого можно воспользоваться кнопкой панели инструментов  либо использовать кнопку *Add file(s)*. В качестве файлов, содержащих модели трехмерных объектов, можно использовать файлы формата STL (бинарные, текстовые). Также поддерживаются файлы воксельных карт, имеющие расширение *bif*. Один файл должен содержать один трехмерный объект.

Если требуется изменить каталог вывода результатов расчета, то необходимо щелкнуть два раза по полю *Output folder*, после чего выбрать нужную папку в открывшемся окне.

В табл. 2 приведены рекомендуемые параметры для исследования симметрии трехмерных объектов.

Запуск расчетов осуществляется кнопкой *Start*. Результаты работы программы выводятся в файлы, имена которых соответствуют именам файлов, содержащих исходные трехмерные объекты. Для примера приведена маска имени файла отчета:

<имя файла объекта>-report.sym3drep

Таблица 2

#### Рекомендуемые параметры для исследования симметрии трехмерных объектов

Название параметра	Рекомендуемое значение
Method	Search for symmetry
Size of 3D-map	100 <sup>(1)</sup>
Inversion	Да
Axes	Да
Mirror	Да
Inversion Axes	Да
Min and Max order of axes	2–6 (для анализа кристаллографической симметрии)
Write 3D-map file	Нет
Make solid	Да <sup>(2)</sup>
Allow refinement	Да <sup>(3)</sup>
Determine the point group	Да
Generalization of results	Да
Calculate correlogram	Нет
Stop on warning	Нет <sup>(4)</sup>
Delta for angles	5.0 <sup>(5)</sup>
Maximum number of peaks	30 <sup>(6)</sup>
Refine precision	0.01 <sup>(7)</sup>
Refine cycles	50 <sup>(8)</sup>

Примечания к табл. 2

<sup>(1)</sup> Данное значение определяет степень детализации объекта при представлении его в виде трехмерной карты вокселей. Рекомендуется использовать кубический объем, размер которого лежит в интервале 50–1000, например 100×100×100. Верхнее значение определяется параметрами рабочей станции. При расчетах с использованием CUDA трехмерная

карта вокселей должна полностью помещаться в памяти CUDA-устройства. Необходимо учитывать, что один воксель занимает 1 байт.

<sup>(2)</sup> Данную опцию следует отключать при использовании специально подготовленных BFR-файлов.

<sup>(3)</sup> Включает или отключает уточнение направления элемента симметрии. При грубой оценке симметрии данную опцию можно отключить.

<sup>(4)</sup> Если данная опция установлена как **Да**, то программа будет останавливать расчет, если в параметрах расчета и исходных данных наблюдается конфликт. Наиболее часто возникает проблема, при которой алгоритм заполнения объема трехмерного объекта не может отличить внутренние воксели объекта от внешних. При возникновении такой проблемы необходимо уменьшить размеры карты вокселей или отредактировать поверхность трехмерного объекта таким образом, чтобы размеры разрывов были много меньше линейных размеров вокселя.

<sup>(5)</sup> Данный параметр задает шаг сканирования по углу. Оптимальное значение данного параметра, при использовании уточнения, равно 5.0 градусов.

<sup>(6)</sup> Данный параметр задает максимальное число элементов симметрии, для которых были найдены пиковые значения степени инвариантности объекта.

<sup>(7)</sup> Точность уточнения. Данный параметр имеет размерность градусов, оптимальное значение 0.01.

<sup>(8)</sup> Число циклов уточнения, оптимальное значение от 30 до 100.

### Построение симметрограмм

Симметрограмма трехмерного объекта представляет собой функцию степени инвариантности DoI (псевдосимметрии) объекта от угла поворота, которая рассчитывается для заданной оси вращения объекта.

В поле *Symmetrygram direction* необходимо задать направление оси вращения симметрограммы. Это направление задается в виде трех компонент единичного вектора. Данные об особых направлениях исследуемого объекта можно получить из отчета *Search for Symmetry* из таблицы **%tab\_max\_val**. В данной таблице приведена информация об элементах симметрии и их особых направлениях, для которых наблюдаются максимумы степени инвариантности (DoI).

В табл. 3 приведены рекомендуемые параметры для расчета симметрограммы.

Запуск расчетов осуществляется кнопкой *Start*. Маска имени файла отчета для симметрограммы имеет вид:

<имя файла объекта>-symgrm.sym3drep

Таблица 3

#### Рекомендуемые параметры для исследования симметрии трехмерных объектов

Название параметра	Рекомендуемое значение
Method	Symmetrygram
Size of 3D-map	100 <sup>(1)</sup>
Write 3D-map file	Нет
Make solid	Да <sup>(2)</sup>
Allow refinement	Нет
Determine the point group	Нет
Generalization of results	Нет
Calculate correlogram	Да <sup>(3)</sup>
Stop on warning	Нет <sup>(4)</sup>
Delta for angles	2.0 <sup>(5)</sup>
Maximum number of peaks	Не используется
Refine precision	Не используется
Refine cycles	Не используется

*Примечания к табл. 3.*

<sup>(1)</sup> Данное значение определяет степень детализации объекта при представлении его в виде трехмерной карты вокселей. Рекомендуется использовать кубический объем, размер которого лежит в интервале 50–1000, например 100×100×100. Верхнее значение определяется параметрами рабочей станции. При расчетах с использованием CUDA трехмерная карта вокселей должна полностью помещаться в памяти CUDA-устройства. Необходимо учитывать, что один воксель занимает 1 байт.

<sup>(2)</sup> Данную опцию следует отключать при использовании специально подготовленных BFR-файлов.

<sup>(3)</sup> Включает или отключает расчет коррелограммы.

<sup>(4)</sup> Если данная опция установлена как **Да**, то программа будет останавливать расчет, если в параметрах расчета и исходных данных наблюдается конфликт. Наиболее часто возникает проблема, при которой алгоритм заполнения объема трехмерного объекта не может отличить внутренние воксели объекта от внешних. При возникновении такой проблемы необходимо уменьшить размеры карты вокселей или отредактировать поверхность трехмерного объекта таким образом, чтобы размеры разрывов были много меньше линейных размеров вокселя.

<sup>(5)</sup> Данный параметр задает шаг симметрограммы по углу. Оптимальное значение данного параметра равно 2.0 градуса.

**Файл отчета**

Файлы отчета являются простыми текстовыми файлами, имеющими линейную структуру. Открыть данный файл можно в любом текстовом редакторе, например NotePad, WordPad и т.д. Первая строка файла является стандартной. Она содержит идентификационную информацию о формате файла и времени его создания.

Далее следуют параметры и таблицы. Параметры файла отчета имеют следующий формат:

```
# <комментарий к параметру>  
$<имя параметра> = <значение параметра>
```

Если значение параметра является строкой, содержащей пробелы, то значение выводится в апострофах.

Таблицы имеют более сложный формат

```
# <Название таблицы>  
%<имя таблицы>  
# <заголовок колонки №1>  
# <заголовок колонки №2>  
# ...  
# <заголовок колонки №N>
```

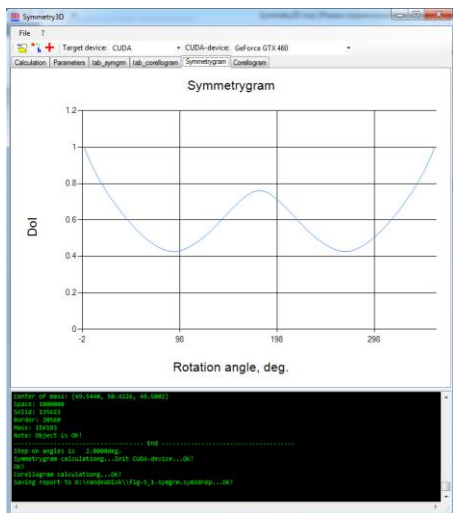
```
Значение-1-1 Значение-1-2 Значение-... Значение-1-N  
Значение-2-1 Значение-2-2 Значение-... Значение-2-N  
...  
Значение-P-1 Значение-P-2 Значение-... Значение-P-N
```

В табл. 4 приведены описания параметров файла отчета.

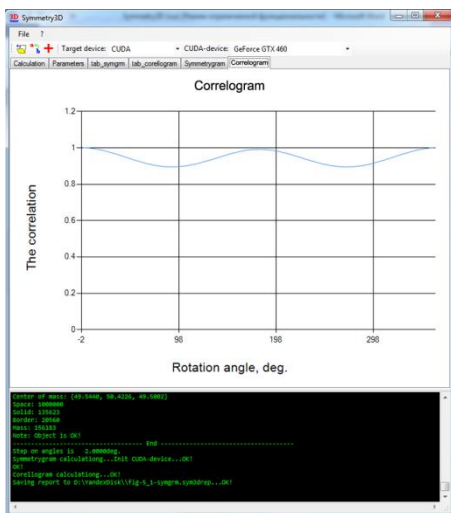
## Описание параметров файла отчета

Название параметра	Описание
\$method	Перечисление используемых методов расчета
\$date	Дата проведения расчетов
\$version	Версия математического ядра
\$machine	Параметры вычислительной станции
\$area_tgs	Площадь поверхности объекта, рассчитанная по треугольникам в STL-файле
\$size_min_x, \$size_min_y, \$size_min_z, \$size_max_x, \$size_max_y, \$size_max_z	Минимальные и максимальные размеры объекта в единицах измерения длины STL-файла
\$map_x, \$map_y, \$map_z	Размер трехмерной карты вокселей
\$scale	Масштаб [единица измерения длины в STL-файле / воксель]
\$space	Число вокселей в карте
\$solid	Число вокселей, принадлежащих объекту, но не принадлежащих его поверхности
\$border	Число вокселей, принадлежащих поверхности объекта
\$volume	Число вокселей, принадлежащих объекту
\$cm_x, \$cm_y, \$cm_z	Координаты центра масс на трехмерной карте вокселей

Просмотр содержимого файла отчета можно производить непосредственно в программе **Symmetry 3D**. Для этого нужно импортировать файл отчета при помощи главного меню или панели инструментов. В области вкладок появятся новые вкладки, соответствующие разделам файла отчета. Каждая таблица файла отчета выводится в виде отдельной вкладки, параметры файла выводятся на отдельной вкладке *Parameters*. По данным таблиц симметрограмм и коррелограмм строятся графики (рис. 7).



А



Б

Рис. 7. Вкладки Symmetrygram (А) и Correlogram (Б)

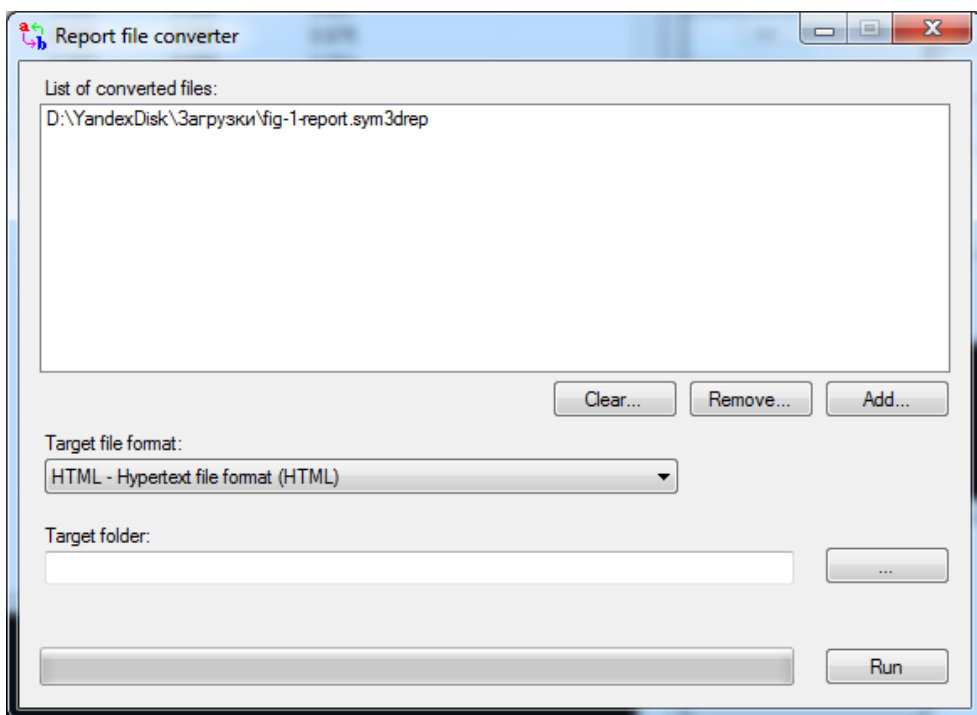


Рис. 8. Конвертор файлов отчетов

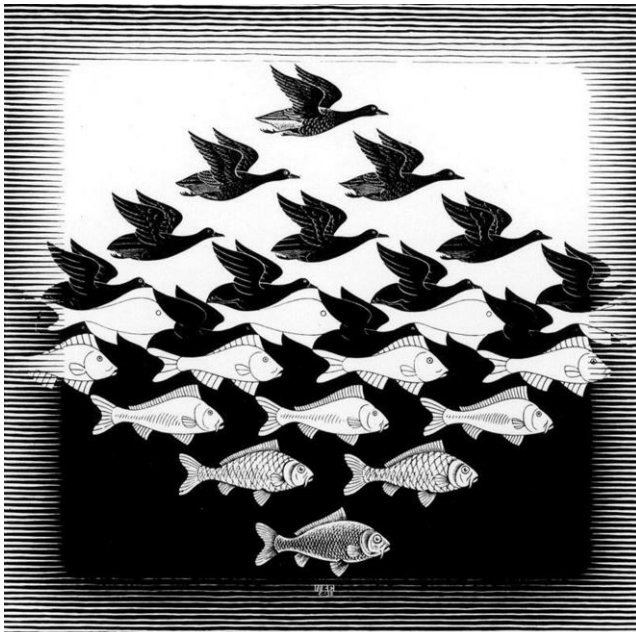
Для удобства обработки файлов отчета в других программах предусмотрена возможность их конвертации в другие форматы. Для этого необходимо запустить конвертор файлов отчета из главного меню либо панели инструментов.

В открывшемся окне нужно задать список файлов для конвертации, формат выходных файлов, указать путь для сохранения конвертированных файлов и нажать на кнопку *Run* (рис. 8).

Если путь сохранения конвертированных файлов не указан, то файлы будут сохраняться в тот же каталог, где расположен конвертируемый файл.



## ИЗБРАННЫЕ СТАТЬИ



М. Эшер. Небо и вода I. 1938, гравюра на дереве





СИММЕТРИЯ ФИЗИЧЕСКИХ ЗАКОНОВ<sup>4</sup>

Для человеческого разума симметрия обладает, по-видимому, совершенно особой притягательной силой. Нам нравится смотреть на проявление симметрии в природе, на идеально симметричные сферы планет или Солнца, на симметричные кристаллы, на снежинки, наконец на цветы, которые почти симметричны. Однако сейчас мне хотелось бы поговорить не о симметрии предметов, а о симметрии самих законов физики. Что такое симметрия предмета – понять легко, но может ли быть симметричным физический закон? Нет, конечно, но физики получают особое удовольствие от того, что берут самые обыденные слова и используют их для обозначения совсем других понятий. В нашем случае некоторые свойства физических законов казались им очень похожими на те свойства предметов, которые определяют их симметрию, и физики стали говорить о симметрии физических законов. Вот о ней-то и пойдет здесь речь.

Что такое симметрия? Посмотрите на меня, и вы убедитесь, что моя левая половина симметрична правой, по крайней мере внешне. Точно так же или несколько иначе симметрична ваза. Что все это значит? Симметричность моего тела означает, что если перенести все, что у меня есть, справа налево и наоборот, т. е. если поменять эти две стороны местами, то я буду выглядеть точно так же, как и раньше. Особого вида симметрией обладает квадрат – его можно повернуть на  $90^\circ$ , и он снова будет выглядеть так же, как и прежде. Известный математик Герман Вейль (1885–1955) предложил прекрасное определение симметрии, согласно которому симметричным называется такой предмет, который можно как-то изменять, получая в результате то же, с чего вы начали. Именно в этом смысле говорят о симметрии законов физики. При этом мы имеем в виду, что физические законы или способы их представления можно изменять так, что это не отражается на их следствиях. Этим свойством физических законов мы и займемся в данной лекции.

Простейшим примером симметрии такого рода – и вы сразу поймете, что это совсем не симметрия правого и левого, – может служить симметрия относительно пространственного переноса. Вот что мы имеем в виду. Если построить любую установку и при ее помощи поставить какой-нибудь опыт, а затем взять и построить точно такую же установку для точно такого же эксперимента с точно таким же объектом, но в другом месте, не здесь, а там, т. е. просто перенести наш опыт в другую точку пространства, то окажется, что во время обоих опытов происходит в точности одно и то же. Конечно, это утверждение не нужно понимать слишком упрощенно. Если бы я на самом деле построил здесь, где я сейчас сижу, какую-нибудь установку, а затем попытался перенести ее на 6 м влево, то она вошла бы в стену, со всеми вытекающими отсюда последствиями. Поэтому, говоря о симметрии относительно пространственных переносов, необходимо учитывать все, что играет в эксперименте существенную роль, и переносить все это вместе с уста-

---

<sup>4</sup> [http://vivovoco.astronet.ru/VV/Q\\_PROJECT/FEYNMAN/LECTURE4.HTM](http://vivovoco.astronet.ru/VV/Q_PROJECT/FEYNMAN/LECTURE4.HTM)

новой. Возьмем, например, какую-нибудь систему с маятником и попробуем перенести ее на 20 тысяч миль вправо. Ясно, что система не будет работать правильно, так как колебания маятника зависят от притяжения Земли. Но если предположить себе, что вместе с установкой я переносу и нашу планету, то система будет работать по-прежнему. В том-то и дело – нужно переносить сразу все, что имеет хоть малейшее значение. Это правило звучит довольно нелепо. В самом деле, можно просто перенести экспериментальную установку, а если она не заработает, сказать, что мы перенесли еще не все, – и вы оказываетесь правы и в том и в другом случае. Но на самом деле это не так, ибо вовсе не очевидно, что мы обязательно будем правы. Интереснейшее свойство природы как раз и заключается в том, что всегда удается перенести достаточно материала, чтобы установка вела себя, как и раньше. А это уже не пустые слова.

Мне хотелось бы на примере показать, что это утверждение правильно. Возьмем в качестве иллюстрации закон всемирного тяготения, утверждающий, что сила взаимного притяжения двух тел обратно пропорциональна квадрату расстояния между ними. Напомним, что тела реагируют на силу изменением скорости в направлении силы. Возьмем теперь два тела, скажем, планету, вращающуюся вокруг Солнца, и перенесем эту пару в другую часть Вселенной. Расстояние между ними, естественно, не изменится, и, следовательно, не изменятся и действующие между ними силы. Более того, в новой ситуации сохранятся и скорость движения и все пропорции происходящих изменений, и в одной системе все будет происходить точно так же, как и в другой. Уже то, что в законе всемирного тяготения используется «расстояние между двумя телами», а не какое-то расстояние до центра Вселенной, показывает, что этот закон допускает переносы в пространстве.

Вот в этом и заключается одна из симметрий физических законов – симметрия относительно пространственных переносов. Другое свойство симметрии связано с тем, что для физических законов не существенны и сдвиги во времени. Запустим планету вокруг Солнца в определенном направлении. И предположим, что мы могли бы запустить ее же снова на 2 часа или на 2 года позже, запустить снова с самого начала точно таким же образом при точно таком же исходном расположении планет и Солнца, как и при первом запуске. Тогда все будет происходить точно так же, как и в первом случае, поскольку вновь закон всемирного тяготения говорит о скорости и нигде не пользуется понятием абсолютного времени, в определенный момент которого необходимо начать измерения. По совести говоря, именно в этом конкретном примере мы не очень уверены в справедливости наших утверждений. Когда мы говорили о законах гравитации, мы упомянули о возможности изменения гравитационных сил во времени. А это означало бы, что наше предположение о допустимости сдвигов во времени неверно. Ведь если гравитационная постоянная через миллиард лет окажется меньше, чем сейчас, то неверно утверждать, что через миллиард лет движение наших экспериментальных планет и Солнца будет точно таким же, как и сегодня. Но, насколько мы это знаем сейчас (а я говорю здесь о законах физики в том виде, в каком они нам известны сегодня, – хотя, поверьте, не отказался бы от возможности поговорить о них с позиций завтрашнего дня), сдвиг во времени не имеет никакого значения.

Известно, что в одном отношении это на самом деле не так. Это верно лишь в том, что касается законов физики. Но факты (а они могут сильно расходиться с известными нам законами) свидетельствуют, по-видимому, о том, что Вселенная имеет определенное начало во времени и что сейчас эта Вселенная постоянно расширяется. Могут сказать, что здесь мы тоже должны воспроизводить «геогра-

фические» условия, как и при пространственных переносах, когда мы вынуждены были переносить не только установку, но и все остальное. В том же самом смысле можно утверждать, что для переноса во времени справедливо аналогичное правило и что нам нужно смещать во времени процессы расширения Вселенной вместе со всем остальным. Тогда мы должны были бы проводить наш второй эксперимент, сдвигая во времени момент рождения нашей Вселенной. Но не нам создавать вселенные. На этот процесс мы не можем оказать никакого влияния, и мы не можем даже получить экспериментальным путем хоть какое-нибудь представление о нем. Поэтому настолько, насколько это касается точных наук, мы ничего не можем сказать по этому поводу. Просто-напросто дело в том, что условия существования Вселенной, по-видимому, меняются во времени и галактики непрерывно удаляются друг от друга, так что если бы в каком-нибудь научно-фантастическом романе вы проснулись где-то в неизвестном будущем, то, измерив средние расстояния между галактиками, вы смогли бы узнать, о каком времени идет речь. Это значит, что с течением времени Вселенная не будет выглядеть так же, как она выглядит сейчас.

Однако сегодня принято проводить грань между физическими законами, которые говорят о том, каким будет движение, если оно началось при определенных условиях, и утверждениями о том, как была создана наша Вселенная, поскольку о последнем мы знаем совсем мало. Обычно считают, что астрономическая история, или космогоническая теория, – это не совсем то же, что законы физики. Правда, если вы спросите меня, в чем тут разница, то я окажусь в затруднительном положении. Самая характерная черта физического закона – это его общность, но если на белом свете существует что-нибудь действительно общее, то это факт разбегания всех небесных тел. Поэтому я не знаю точно, в чем тут разница. Если же условиться не обращать внимания на процессы, связанные с возникновением Вселенной, а брать лишь настоящие физические законы, известные нам, то сдвиг во времени не будет играть никакой роли.

Приведем еще несколько примеров законов симметрии. Один из них связан с фиксированными пространственными поворотами. Если проводить какой-либо опыт с установкой, построенной в каком-нибудь определенном месте, а затем взять другую точно такую же установку (возможно, перенесенную в другую точку пространства, где посвободнее) и повернуть ее так, чтобы все ее оси имели другую ориентацию, то установка будет работать точно таким же образом, как и раньше. Конечно, при этом нам снова нужно повернуть и все остальное, существенное для эксперимента. Если речь идет о дедовских часах и вы положите их на бок, маятник просто уткнется в стенку футляра и часы остановятся. Но если вместе с часами повернуть и Землю (которая и так все время поворачивается), часы будут идти по-прежнему.

Математическое описание этой возможности поворота представляется довольно интересным. Для того чтобы описать, как протекает какой-либо процесс, мы пользуемся числами, показывающими, о каком месте идет речь. Эти числа называют координатами точки, и иногда нам приходится брать три числа, показывающих, как высоко над некоторой плоскостью расположена наша точка, как далеко она впереди или сзади (если число отрицательное) от нас и насколько она смещена от нас вправо или влево. Те, кто был в Нью-Йорке, знают, что устроенная таким образом нумерация улиц очень удобна, или, точнее, была удобна до тех пор, пока не изменили название Шестой авеню.

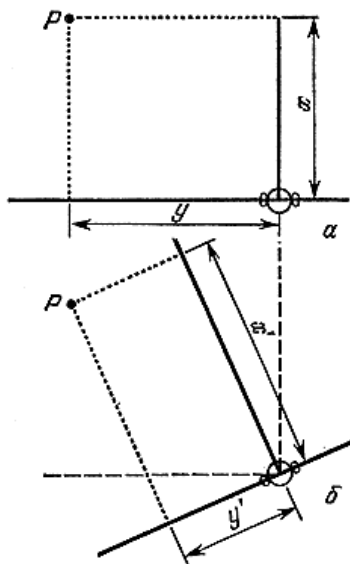


Рис. 1.  $a$  – Положение точки  $P$  относительно меня характеризуется двумя числами  $x$  и  $y$ , число  $x$  показывает, насколько далеко вперед ушла от меня точка  $P$ , а число  $y$  – насколько она смещена влево;  $b$  – положение той же самой точки  $P$  характеризуется двумя другими числами, если я стою на прежнем месте, но повернулся в сторону

Поворот в пространстве с математической точки зрения выглядит следующим образом. Если я указываю положение некоторой точки (рис. 1), сообщая ее координаты  $x$  и  $y$ , а кто-то другой, повернувшись лицом в сторону, задает положение точки координатами  $x'$  и  $y'$ , определенными относительно его собственного положения, то, как легко видеть, моя координата  $x$  представляет собой «смесь» обеих координат, вычисленных другим наблюдателем.

Формула преобразования такова, что каждая координата  $x$  и  $y$  превращается в смесь двух координат  $x'$  и  $y'$ . Так вот, законы природы должны быть такими, что если смешать координаты подобным образом и подставить полученные выражения в уравнения, эти уравнения должны сохранять свой вид. Именно в этом состоит математическое проявление указанной симметрии. Вы записываете уравнения в определенных символах, затем находите способ замены этих символов  $x$  и  $y$  на новые  $x'$  и  $y'$ , каждый из которых связан со старыми  $x$  и  $y$  определенной формулой, и после замены уравнения по-прежнему выглядят так, как и раньше, разве что  $x$  и  $y$  появились штрихи. А это в конечном счете означает, что другой наблюдатель увидит на своей установке точно то же, что я вижу в своей, хотя она и повернута.

Приведу еще один очень интересный пример закона симметрии. Он связан с равномерным движением по прямой. Считается, что законы физики не меняются при равномерном движении по прямой. Это утверждение получило наименование принципа относительности. Возьмем космический корабль, какое-нибудь устройство в нем, выполняющее определенную работу, и возьмем другое совершенно такое же устройство, установленное здесь, на Земле. Тогда, если космический корабль будет двигаться с постоянной скоростью, наблюдатель на борту корабля, изучающий поведение устройства, не заметит в нем ничего нового по сравнению со мной, наблюдающим поведение неподвижного устройства на Земле. Конечно, если движущийся наблюдатель выйдет в иллюминатор или налетит на какое-то

препятствие, это совсем другое дело. Но в остальном, пока он движется с постоянной скоростью по прямой, законы физики кажутся ему точно такими же, что и мне. А раз это так, я не могу решить, кто же из нас движется.

Прежде чем идти дальше, мне хотелось бы подчеркнуть, что во всех этих преобразованиях и всех этих законах симметрии мы не говорили о переносе Вселенной в целом. В случае сдвигов во времени говорить о таком сдвиге для всех процессов Вселенной значило бы вообще ничего не сказать. Точно так же нет никакого разумного содержания и в утверждении, что если бы можно было перенести всю нашу Вселенную в другое место в пространстве, ничего не изменилось бы. Замечательно во всех этих законах вот что: если взять какую-то установку и перенести ее в другое место, убедиться в выполнении целого ряда условий и перенести туда же достаточно дополнительных устройств, то окажется, что нам удалось выделить часть нашей Вселенной и переместить ее относительно оставшейся части, и это не приводит для наблюдаемого явления к каким-либо последствиям, все останется, как и раньше.

В случае принципа относительности это значит, что тот, кто летит в космосе по прямой с постоянной скоростью относительно среднего положения нашей Вселенной, не заметит никаких признаков своего движения. Иначе говоря, опыты, поставленные внутри движущегося тела и не связанные с выглядыванием в окошко, не позволяют определить по каким-либо признакам, движемся ли мы относительно всех звезд в совокупности или нет.

Это утверждение было впервые высказано Ньютоном. Рассмотрим его закон всемирного тяготения. Он утверждает, что силы взаимодействия между массами обратно пропорциональны квадрату расстояния между ними и что каждая сила вызывает изменение скорости.

Предположим теперь, что мне удалось построить теорию движения планеты, вращающейся вокруг неподвижного Солнца, а мне хочется выяснить, что происходит с планетой, вращающейся около движущегося Солнца. Во втором случае все скорости отличны от тех, которые наблюдаются в первом случае, к их старым значениям нужно прибавить некоторую постоянную скорость. Но закон содержит утверждение лишь относительно изменений скорости, а поэтому на самом деле получается, что все силы, действующие на планету неподвижного Солнца, в точности такие же, как и для планеты дрейфующего Солнца, и, следовательно, все изменения скорости для обеих планет одинаковы. Поэтому любая дополнительная скорость, с которой мы начинаем во втором случае, сохраняет свое значение, и все изменения скорости накапливаются помимо этого.

Окончательный результат таких математических рассуждений говорит, что если добавить всем телам постоянную скорость, то они по-прежнему в точности будут подчиняться тем же законам, что и раньше. Вот поэтому, изучая Солнечную систему и траектории движения планет вокруг Солнца, мы не можем решить, неподвижно ли Солнце относительно нашей Вселенной или оно движется. В соответствии с законом Ньютона такое движение Солнца никак не отражается на движении планет вокруг Солнца. Поэтому Ньютон добавлял: *«Движение тел в пространстве относительно друг друга одно и то же, независимо от того, неподвижно ли это пространство относительно звезд или движется по прямой с постоянной скоростью»*.

Время шло, и после Ньютона были открыты новые законы, и в их числе законы электродинамики Максвелла (1831–1879). Одно из следствий законов электродинамики заключается в том, что должны существовать волны, электромагнитные

волны (световые волны могут служить их примером), которые распространялись бы со скоростью 299 792 км/с, ни больше, ни меньше. То есть именно 299 792 км/с, что бы там ни было. Но тогда нетрудно решить, что же находится в покое, а что движется, так как закон, согласно которому свет распространяется со скоростью  $\sim 300\,000$  км/с, наверняка (с первого взгляда) не таков, чтобы позволить наблюдателю двигаться без каких-либо видимых изменений. Очевидно, не правда ли, что если вы находитесь в космическом корабле и летите со скоростью 200 000 км/с в каком-то направлении, а я останусь на Земле и направлю пучок света, распространяющийся со скоростью 300 000 км/с, через маленькую дырочку в вашей кабине, то, поскольку вы движетесь со скоростью 200 000 км/с, вам будет казаться, что свет распространяется лишь со скоростью 100 000 км/с. Но, как выяснилось, если действительно поставить такой эксперимент, то вам будет казаться, что свет распространяется со скоростью 300 000 км/с относительно вас, а мне – что он распространяется со скоростью 300 000 км/с относительно меня!

Явления природы не так-то просто понять, и описанный экспериментальный факт настолько противоречил здравому смыслу, что и сейчас еще находятся люди, не верящие в этот результат! Но раз за разом опыты показали, что скорость распространения света равна 300 000 км/с независимо от того, как быстро мы сами движемся. Возникает вопрос, как же это может быть. Эйнштейн, так же как и Пуанкаре (1854–1912), понял, что единственное объяснение, позволяющее двум движущимся относительно друг друга наблюдателям получать одинаковое значение скорости света, заключается в том, что их восприятие времени и пространства неодинаково, что часы космического корабля идут не так, как на Земле, и т. д. Вы можете возразить: «Но если часы все же идут и я, находясь в космическом корабле, стану наблюдать за ними, то я смогу заметить, что они отстают». Нет, не можете, часы вашего мозга также будут идти медленнее обычного! Вот так, предусмотрев соответствующие изменения абсолютно всех процессов, происходящих в космическом корабле, удалось сочинить теорию, в соответствии с которой скорость света в космическом корабле равна 300 000 космических километров в космическую секунду, а здесь, на Земле, – 300 000 моих километров в мою секунду. Это очень хитрая теория, и достойно удивления уже то, что построить такую теорию вообще оказалось возможным.

Я уже упоминал об одном из следствий принципа относительности, а именно о невозможности определить изнутри скорость движения по прямой. Помните, в предыдущей лекции речь шла о двух космических кораблях А и В (см. рис. 2).

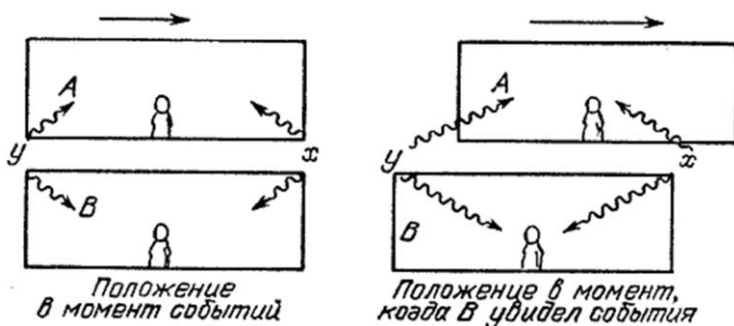


Рис. 2

В каждом конце корабля В происходило некоторое событие. Человек, стоящий посередине этого корабля, утверждал, что два события ( $x$  и  $y$ ) в двух противоположных концах его корабля произошли одновременно, так как, стоя посреди корабля, он увидел световой сигнал о каждом из этих событий одновременно. Но человек, находившийся в корабле А, движущемся в это время с постоянной скоростью по отношению к кораблю В, увидел оба эти явления не сразу, а сначала  $x$  и уж потом  $y$ , так как световой сигнал о событии  $x$  дошел до него раньше, чем сигнал о событии  $y$ . Ведь он двигался вперед. Вы видите одно из следствий симметрии относительно прямолинейного движения с постоянной скоростью (где слово «симметрия» должно означать, что вы не можете решить, чья точка зрения правильна); когда я говорю, что событие происходит в мире «сейчас», в этом нет никакого смысла.

Если вы движетесь по прямой с постоянной скоростью, то события, которые кажутся вам одновременными, это не те события, которые кажутся одновременными мне, хотя бы в тот самый момент, когда я наблюдаю одновременные события, мы и находились в одной точке. Нам не удастся договориться, что следует понимать под словом «сейчас» на расстоянии. А это приводит к необходимости коренных изменений наших представлений о пространстве и времени, чтобы можно было сохранить принцип, согласно которому нельзя обнаружить изнутри равномерное движение по прямой. Ведь получается, что с одной точки зрения два события кажутся одновременными, а с другой – нет, если они происходят не в одном месте, а разнесены на определенное расстояние.

Нетрудно видеть, что это очень напоминает преобразование пространственных координат. Если я встану лицом к аудитории, то рампа эстрады, на которой я нахожусь, оказывается на одном уровне со мной. У нее постоянное  $x$  и меняющиеся значения  $y$ . Но если я повернусь на  $90^\circ$  и посмотрю на те же стены, но уже с новой точки зрения, то одна из них окажется впереди меня, а другая сзади, и им соответствуют разные значения  $x'$ . Точно таким же образом два события, которые с одной точки зрения кажутся одновременными (одно и то же значение  $t$ ), с другой – могут казаться происходящими в разные моменты времени (разные значения  $t'$ ). Другими словами, мы обобщаем здесь поворот в двумерном пространстве, о котором речь шла раньше, на случай пространства и времени, образующих вместе четырехмерную Вселенную.

Добавление времени в качестве новой координаты к трем пространственным координатам – это не просто искусственный прием, как объясняется в большинстве научно-популярных книг, где говорится: «Мы добавляем временную координату к пространственным, потому что нельзя ограничиться указанием местоположения точки, нужно сказать еще и когда». Все это верно, но это не привело бы еще к образованию настоящего четырехмерного мира. Это означало бы лишь положить рядом две разные вещи. Настоящее пространство в известном смысле характеризуется тем, что оно существует само по себе, независимо от какой-то частной выбранной точки зрения, и когда мы смотрим под разными углами, часть того, что «спереди» или «сзади», может смешаться с тем, что «справа» или «слева». Точно так же и то, что «было» или «будет» во времени, может частично смешиваться с тем, что «там» или «здесь» в пространстве. Пространство и время оказываются неразрывно связанными между собой. После этого открытия Минковский заметил, что «отныне пространство само по себе и время само по себе должны обратиться в фикции и лишь некоторый вид соединения обоих должен еще сохранить самостоятельность».



Этим конкретным примером я занимаюсь так подробно потому, что, по сути дела, именно отсюда и начинается настоящее изучение симметрий физических законов. Именно Пуанкаре предложил исследовать, что можно делать с уравнениями, не меняя при этом их вида. Именно ему принадлежит идея обратить внимание на свойства симметрии физических законов. В симметрии относительно пространственных переносов, сдвигов во времени и т. п. не было особой глубины. Симметрия же относительно равномерного прямолинейного движения очень интересна, и из нее вытекают самые разнообразные следствия. Более того, эти следствия можно распространять на законы, которых мы не знаем. Например, предполагая, что этот принцип справедлив и для распада  $\mu$ -мезонов, мы можем утверждать, что при их помощи нельзя узнать, как быстро движется космический корабль. А это значит, что мы знаем хоть что-то о законах  $\mu$ -мезонного распада, хотя у нас нет никаких сведений о том, чем же, собственно, вызывается этот распад.

У физических законов есть немало и других свойств симметрии, и некоторые из них совсем другого рода. Я упомяну только несколько. Одно из подобных свойств состоит в том, что один атом можно заменить другим того же типа и это никак не скажется на любом явлении. Позволительно спросить: «А что значит одного типа?» И мне остается только ответить, что однотипные атомы позволяют заменять один другим без каких-либо последствий! Не правда ли, создается впечатление, что физики все время занимаются какой-то бессмыслицей. Атомы бывают разных типов, и если вы замените один атом атомом другого типа, то что-то изменится, а если того же типа, то ничего не изменится – и мы никогда не выйдем из заколдованного круга. Но настоящий смысл нашего утверждения состоит в том, что атомы одного типа существуют, что можно найти такие группы или классы атомов, в которых замена одного атома другим не будет иметь никакого значения. А так как количество атомов в таком крошечном кусочке вещества, как моль данного вещества, оценивается числом с 23 нулями, нам очень важно, что некоторые из них одинаковы, что не все они совершенно различны. На самом деле очень важно, что мы можем разделить их на конечное число (несколько сотен) различных типов, а раз это так, то наше утверждение о том, что один атом можно заменить без каких-либо последствий другим, однотипным, несет совсем немало информации.

Наиболее важно это для квантовой механики. К сожалению, я не могу объяснить этого здесь, отчасти (и только отчасти) потому, что лекция предназначена аудитории без математической подготовки. Но и для подготовленного читателя это хитрый вопрос. В квантовой механике утверждение, что один атом можно заменить другим, однотипным, приводит к удивительным следствиям. Оно объясняет странное явление, наблюдаемое в жидком гелии, который течет по трубам, не испытывая какого-либо сопротивления, просто течет себе и течет и так никогда и не останавливается. Оно даже лежит в основе всей периодической системы элементов и объясняет, откуда берутся те силы, что не дают мне провалиться сквозь пол. Здесь я не могу говорить обо всем этом подробно, но мне хочется подчеркнуть важность исследования этих принципов.

Теперь вам может показаться, что все законы физики симметричны относительно любых изменений. Чтобы вы так не думали, я приведу несколько примеров. Первый из них – изменение масштаба. Неверно, что если вы построите одну установку, а затем другую, каждая деталь которой будет точным повторением соответствующей детали предыдущей установки и будет сделана из того же мате-

риала, но только в два раза крупнее, то она будет работать точно таким же образом, что и первая. Те, кто уже привык иметь дело с атомами, знают об этом, так как если я уменьшу установку в десять миллиардов раз, то на нее придется около пяти атомов, а из пяти атомов не сделаешь, например, станка.

Совершенно очевидно, что так сильно мы не можем менять масштаб. Но это было ясно и до того, как начала проясняться атомарная картина мира. Возможно, вы время от времени обращали внимание на статьи в газетах, в которых говорится, что кто-то построил собор из спичек – многоэтажный, гораздо более готический, чем самый готический из соборов, и такой изящный и т. д. Почему же мы никогда не строим таких же настоящих соборов из огромных бревен, с той же степенью изящества, с тем же вкусом к деталям? Ответ таков – если бы вы построили такой собор, то он оказался бы настолько высоким и тяжелым, что рухнул бы. Да! Ведь мы забыли, что, сравнивая две вещи, нужно менять все, что входит в систему! На маленький собор действуют силы притяжения Земли, так что для сравнения необходимо, чтобы на большой собор действовали силы Земли, увеличенной в нужное число раз. Это еще хуже. Земля больших размеров будет еще сильнее притягивать, а тогда ваши балки и подавно сломаются.

Тот факт, что законы физики не остаются неизменными при изменении масштаба, впервые был обнаружен Галилеем. Рассуждая о прочности костей и балок, он приводит такие соображения. Если вам требуются кости для более крупного животного, которое, скажем, в два раза выше, толще и длиннее нормального, то вес этого животного увеличится в восемь раз, и, следовательно, вам нужны кости, которые выдерживали бы восьмикратную нагрузку. Но прочность кости зависит от размеров ее поперечного сечения, а поэтому если вы увеличите все кости по сравнению с прежним в два раза, то их поперечное сечение увеличится лишь в четыре раза, и, следовательно, они смогут выдерживать лишь четырехкратную нагрузку. В его книге «Диалог о двух новых науках» вы найдете рисунки воображаемых костей гигантской собаки совершенно других пропорций. Мне кажется, Галилей считал, что открытие этого факта несимметричности законов природы относительно изменения масштаба не менее важно, чем открытые им законы движения, и именно поэтому он включил и то и другое в свою книгу «Диалог о двух новых науках».

Вот еще один пример асимметрии закона физики. Если вы вращаетесь с постоянной угловой скоростью в космическом корабле, то неправильно было бы утверждать, что вы этого не заметите. Напротив. У вас начнется головокружение. Появятся и другие признаки: все предметы будут отброшены к стенам центробежной силой (называйте ее, как хотите, – я надеюсь, что в этой аудитории нет преподавателей физики для первокурсников, которые захотели бы поправить меня). Определить, что Земля вращается, можно при помощи маятника или гироскопа, и вы, возможно, слышали, что в различных обсерваториях и музеях имеются маятники Фуко (1819–1868), которые служат для доказательства факта вращения Земли без наблюдения за звездами. Мы можем, не выглядывая наружу, сказать, что мы вращаемся с постоянной угловой скоростью на Земле, потому что при таком движении законы физики не остаются неизменными.

Многие указывают на то, что на самом деле Земля вращается относительно галактик, и говорят, что если бы мы поворачивали галактики вместе с Землей, то законы не изменились бы. Ну, я лично не знаю, что произошло бы, если бы мы могли поворачивать всю Вселенную, и в настоящее время даже не знаем, как за это взяться. Точно так же в настоящее время у нас нет теории, которая описы-

вала бы влияние галактик на земные явления так, чтобы из нее (естественным образом, а не в результате обмана или натяжек) следовало, что инерция вращения, эффекты вращения, скажем, вогнутая форма поверхности воды во вращающемся ведре – все это объяснялось действием сил, создаваемых предметами, находящимися в непосредственной близости.

Пока не известно, справедливо это или нет. Что так должно быть, говорится в принципе Маха, но справедливость этого принципа еще не была доказана. Экспериментально проще ответить на такие вопросы. Если мы вращаемся с постоянной скоростью относительно туманностей, наблюдаем ли мы при этом какие-либо специфические явления? Да. А если мы движемся в космическом корабле по прямой с постоянной скоростью относительно туманностей, увидим ли мы в этом случае какие-либо специфические явления? Нет. Это совершенно разные вещи. Нельзя утверждать, что всякое движение относительно. Не в этом содержание принципа относительности. Он утверждает лишь, что нельзя обнаружить изнутри равномерного и прямолинейного (относительно туманностей) движения.

Еще один закон симметрии, о котором я хочу поговорить теперь, интересен и сам по себе, и своей историей. Он связан с вопросом о зеркальном пространственном отражении. Пусть я построил какую-то установку, скажем часы, а затем вблизи построил другие часы, являющиеся зеркальным отображением первых. Они подходят друг к другу, как две перчатки, правая и левая; каждая пружина, которая заводится в одних часах в одну сторону, в других часах заводится в другую и т. д. Я завожу и те и другие часы, ставлю на них одинаковое время, и пусть они себе идут. Вопрос – будут ли они показывать всегда одно и то же время или нет? Будет ли весь механизм одних часов, как в зеркале, повторять поведение другого? Не знаю, какой ответ на эти вопросы покажется вам правильным. Вероятнее всего, положительный, так думает большинство. Конечно, мы не имеем сейчас в виду географию. Пользуясь географией, мы можем разобратся, где право и где лево. Мы можем сказать, например, что если мы находимся во Флориде и повернемся лицом к Нью-Йорку, то океан окажется у нас справа. Это позволяет различать **право** и **лево**, и если в наших часах используется морская вода, то зеркальное отображение часов не будет ходить, так как соответствующая часть механизма не попадет в воду. Тогда вам пришлось бы предположить, что для вторых часов изменилась и география Земли: вы помните, зеркально отобразиться должно все существенное.

Нас не интересует сейчас и история. Если вы раздобудете на заводе винт, то, вероятнее всего, у него будет правая резьба, и вы можете утверждать, что вторые часы не будут вести себя точно так же, поскольку для них будет труднее достать нужные винтики. Но это относится лишь к характеру вещей, которые обычно выпускает наша промышленность. Так или иначе, вероятнее всего, что наше первое предположение будет таким: зеркальное отображение ничего не меняет. В самом деле, законы тяготения, оказывается, таковы, что в часах, действие которых основано на этих законах, ничего не изменится. Подобным же свойством обладают и законы электричества и магнетизма, так что, если в наших часах есть к тому же и электрическая или магнитная начинка, какие-то там провода, токи и т. п., вторые часы будут по-прежнему работать в полном согласии с первыми. Ничего не изменится также, если в наших часах используются обычные ядерные реакции. Но есть явления, для которых эта разница существует, и я сейчас перейду к этому вопросу.

Возможно, вы слышали, что измерять концентрацию сахара в воде можно, пропуская через воду поляризованный свет. Так вот, возьмем кусок поляроида, пропускающего лишь свет с определенной поляризацией, и пропустим луч света через него и через сахарный раствор. Мы увидим, что если после прохождения через сахарный раствор луч пройдет еще через один кусок поляроида, то чем толще пройденный слой раствора, тем больше вправо нужно будет повернуть второй кусок поляроида, чтобы на выходе увидеть луч света. Теперь, если вы попробуете пропускать свет через тот же раствор, но в обратном направлении, то окажется, что вам снова придется поворачивать выходной кусок поляроида вправо. Вот мы и получили разницу между правым и левым. Сахарный раствор и пучок света можно использовать в часах. Пусть у нас есть сосуд с сахарной водой и мы пропускаем через него луч света, а второй кусок поляроида повернули так, что он пропускает весь свет. Предположим затем, что мы воспроизведем зеркальное отображение всей этой конструкции во вторых часах, надеясь, что плоскость поляризации света повернется влево. Ничего не выйдет. Свет, как и в первых часах, будет поворачиваться вправо, и второй кусок поляроида его не пропустит. Значит, при помощи сахарного раствора мы сможем обнаружить разницу между нашими двумя часами.

Это замечательный факт, и с первого взгляда кажется, что физические законы не обладают симметрией относительно зеркальных отображений. Но сахар, которым мы пользовались во время наших опытов, вероятнее всего, изготовлен из сахарной свеклы. Молекулы же сахара сравнительно просты, и их можно воспроизвести в лаборатории из углекислого газа и воды после большого числа промежуточных преобразований. Так вот, если вы поставите аналогичный опыт с искусственным сахаром, который химически ничем не отличается от обычного, то окажется, что поляризация света при этом вообще не меняется.

Сахаром питаются бактерии, и если внести бактерии в водный раствор искусственного сахара, то окажется, что они съедают лишь половину сахара, и после того, как они съедят ее, плоскость поляризации света, пропускаемого через оставшуюся сахарную воду, станет поворачиваться влево. Это можно объяснить следующим образом. Сахар представляет собой сложную молекулу, некоторый набор атомов, образующих сложную конструкцию. Если собрать конструкцию, представляющую собой зеркальное отображение первой, сохраняя все расстояния между любыми парами атомов и энергию молекул, то для всех химических явлений, не затрагивающих процессов жизни, они неразличимы. Но живые существа различают эти два типа молекул. Например, бактерии едят лишь молекулы одного типа и не едят молекул другого. Тот сахар, который получается из сахарной свеклы, состоит из молекул только одного сорта, только правосторонних молекул, и поэтому поляризует свет только в одном направлении. Только такого типа молекулы съедобны для бактерий. Но когда мы синтезируем сахар из веществ, которые сами по себе не являются асимметричными, а представляют собой простые газы, мы синтезируем молекулы обоих типов в равных количествах. Если теперь в такой сахар попадают бактерии, то они съедают молекулы одного типа и оставляют нетронутыми молекулы другого. Вот почему поляризация света оставшейся сахарной водой изменяется в другом направлении, чем обычно. Как выяснил Пастер, эти два типа сахара можно различать, рассматривая их кристаллы под микроскопом.

Мы можем с полной определенностью показать, что все это действительно так, и мы можем разделять оба типа сахара, не дожидаясь помощи бактерий, если

нам это понадобится. Но гораздо интереснее, что это умеют и бактерии. Значит ли это, что жизненные процессы не подчиняются обычным физическим законам? По-видимому, нет. Похоже, что в живых организмах много-много очень сложных молекул и что у всех у них есть определенная ориентация. Одними из наиболее характерных молекул живых организмов являются белковые молекулы. Такие молекулы закручиваются в виде штопора, причем закручиваются вправо. Настолько, насколько можно утверждать сейчас, если бы нам удалось создать химическим путем точно такие молекулы, но закрученные влево, а не вправо, то эти молекулы не смогли бы выполнять своих биологических функций, так как, столкнувшись с другими белковыми молекулами, они не смогут взаимодействовать с ними обычным образом. Левая резьба подходит к левой резьбе, но не подходит к правой. Вот почему бактерии с правой резьбой в своем химическом нутре могут отличить правый сахар от левого.

Как же так получилось? Физики и химики не могут различать таких молекул и могут синтезировать лишь молекулы обоих видов, а биология может. Можно думать, что объясняется это так: давным-давно, когда жизнь только зарождалась, случайным образом возникла одна молекула, которая стала затем размножаться самовоспроизведением и т.д. до тех пор, пока много-много лет спустя не появились эти забавные бурдюки с разветвляющимися на концах отростками, которые могут стоять и без конца очень быстро говорить что-то друг другу... Но ведь мы всего лишь потомки этих первых нескольких молекул, и чисто случайно оказалось, что у этих первых молекул одна ориентация, а не другая. Эти молекулы могли быть либо одного типа, либо другого, либо с левой, либо с правой ориентацией, а затем они начали воспроизводиться и размножаться и усложнились все дальше и дальше. Собственно, таким же образом обстоит дело и с нарезанием винтов в промышленности. Пользуясь винтами с правой резьбой, вы делаете новые винты с правой резьбой и т. д. Тот факт, что все молекулы живых организмов имеют одинаковое «направление резьбы», по-видимому, глубочайшим образом доказывает, что все живое на Земле произошло от одних и тех же предков на молекулярном уровне.

Для того чтобы лучше разобраться в вопросе о том, симметричны ли законы физики относительно изменения правого на левое и наоборот, мы можем сформулировать его следующим образом. Предположим, что мы разговариваем по телефону с каким-нибудь жителем Марса или звезды Арктур и хотим рассказать ему, как все выглядит здесь, на Земле. Прежде всего, как объяснить ему значение слов?

Этот вопрос тщательно исследовал профессор Морисон из Корнеллского университета. Он предлагал такой способ: начать говорить ему «тик, раз; тик, тик, два; тик, тик, тик, три; ...» и т. д. Довольно скоро наш приятель научился узнавать числа. Как только он разберется в нашей системе счисления, вы можете написать ему целую последовательность чисел, соответствующих относительным массам различных атомов, а затем продиктовать «водород 1,008», затем дейтерий, затем гелий и т. д. Посидев некоторое время над сообщенными ему числами, наш приятель догадается, что они совпадают с известными ему отношениями весов элементов и что, следовательно, сопровождающие их слова должны быть названиями этих элементов. Так мало-помалу мы можем построить общий язык. Но здесь возникают проблемы.

Представьте себе, что вы совсем уже привыкли к нашему новому знакомому, и в один прекрасный день вы слышите: «А знаете ли, вы удивительно мне симпатичны. Хотелось бы знать, как вы выглядите». Вы начинаете: «Наш рост что-то

около одного метра восьмидесяти сантиметром». «Один метр восемьдесят сантиметров? А что такое метр?» – спрашивает он. «Ну, это очень просто: сто восемьдесят сантиметров – это в восемнадцать миллиардов раз больше размера атома водорода», – говорите вы. И это не шутка – это один из способов объяснить, что такое 1,80 м кому-нибудь, кто пользуется другой мерой длины, при условии, что вы не можете послать ему какой-нибудь эталон и что у вас нет какого-либо предмета, который виден и вам, и ему. Итак, мы можем сообщить нашему знакомому свои размеры. Это возможно потому, что законы физики не остаются неизменными в результате изменения масштаба, и, следовательно, мы можем этим воспользоваться для того, чтобы определить, каким же масштабом каждый из нас пользуется. Вот так мы и описываем себя: рост – 1,80 м, внешняя симметрия, конечности и т. д. Затем наш марсианин говорит: «Все это очень интересно, но как вы устроены внутри?» Тогда мы рассказываем ему про сердце и про все остальное и говорим: «Сердце расположено **слева**».

Все упирается в то, как объяснить марсианину, что такое лево и что такое право. «Ну, – скажете вы, – возьмем сахарную свеклу, сделаем сахар, растворим его в воде и окажется...», но то-то и оно, что на Марсе не растет сахарная свекла. Да, кроме того, нам никак не узнать, не привела ли случайность в начале эволюции жизни на Марсе (даже если она привела к возникновению белков, аналогичных здесьним) к выделению противоположной ориентации. Так что мы не знаем, как ему объяснить это. Поразмыслив на эту тему довольно долго, вы это поймете и решите, что это вообще невозможно.

Но приблизительно пять лет тому назад был проделан один эксперимент, результаты которого были сплошной загадкой. Я не буду здесь вдаваться в подробности, но мы оказывались во все большем и большем затруднении, во все более и более парадоксальном положении, пока, наконец, Ли и Янг (Ли Тзундао и Янг Чженьнин – работающие в США китайские физики, получившие совместно Нобелевскую премию по физике в 1957 г.) не высказали предположения, что, может быть, принцип симметрии относительно правого и левого, согласно которому природа не реагирует на зеркальное отображение, неверен, и тогда это позволит разрешить целый ряд загадок. Ли и Янг предложили некоторые более прямые экспериментальные доказательства, и я очень коротко расскажу о самом прямом из них.

Возьмем явление радиоактивного распада, в котором испускаются электрон и нейтрино, например то, о котором мы уже говорили раньше и которое связано с распадом нейтрона на протон, электрон и антинейтрино. Есть еще много других реакций радиоактивного распада, при которых заряд ядра увеличивается на единицу и испускается электрон. Но здесь интересно вот что: если измерить вращение этого электрона – а электроны испускаются, вращаясь вокруг собственной оси, то окажется, что все они вращаются справа налево (если смотреть им вслед, т. е. когда они испускаются в южном направлении, то вращаются так же, как и Земля). В том, что испускаемые электроны всегда вращаются в одном направлении, что у них, так сказать, левосторонняя ориентация, есть определенный смысл. Дело здесь обстоит так, как будто при  $\beta$ -распаде у ружья, стреляющего электронами, нарезной ствол. Нарезать ствол можно двумя способами. Здесь всегда есть направление «наружу», и у вас всегда есть выбор нарезать ствол так, чтобы пуля вращалась либо справа налево, либо слева направо. Наш эксперимент показывает, что электронами стреляют из оружия, нарезанного справа налево. Поэтому, используя этот факт, мы можем позвонить нашему марсианину и сказать: «Послу-

шай-ка, возьми радиоактивное вещество, нейтрон, и понаблюдай за электронами, испускаемыми при  $\beta$ -распаде. Если электрон выстреливается вертикально вверх, то направление его вращения из-за спины в тело будет **слева**. Так ты и узнаешь, где левая сторона. Именно с этой стороны расположено сердце». Так что отличить правое от левого можно, а значит, закон о симметрии мира относительно правого и левого рухнул.

Следующее, о чем я хочу поговорить, это об отношении законов симметрии к законам сохранения. В предыдущей лекции мы говорили о принципах сохранения – сохранения энергии, количества движения и т. п. Исключительно интересно, что между законами сохранения и законами симметрии существует, по-видимому, глубокая связь. Эта связь получает свое объяснение, по крайней мере на нашем сегодняшнем уровне знаний, только в квантовой механике. Тем не менее я покажу вам одно проявление этой связи. Предположим, что законы физики допускают формулировку, основанную на принципе минимума. Тогда можно показать, что из любого закона, допускающего перенос экспериментальной установки, т. е. допускающего пространственные переносы, вытекает закон сохранения количества движения. Между законами симметрии и законами сохранения имеется глубокая связь, но эта связь покоится на принципе минимума. В нашей второй лекции мы говорили о возможности сформулировать физические законы, утверждая, что частица переходит из одного положения в другое за заданный промежуток времени, пробуя различные пути. Существует определенная величина, которую, может быть не очень удачно, называют действием. Если вычислить действие для различных путей перехода, то окажется, что для реального пути, выбранного частицей, это действие всегда меньше, чем для любого другого. Поэтому при новом способе формулировки законов природы мы утверждаем, что для реального пути действие, вычисляемое по определенной математической формуле, всегда меньше, чем для любых других путей. Но вместо того, чтобы говорить о минимуме чего-то, можно сказать, что если путь немножко изменить, то сначала почти ничего не изменится. Представьте себе, что вы гуляете по холмам (по гладким, конечно, поскольку все математические выражения, о которых идет речь, гладкие) и приходите на самое низкое место. Тогда если вы чуть-чуть шагнете в сторону, высота вашего места почти не изменится. Если вы находитесь в самой низкой или самой высокой точке, один шаг не играет никакой роли, в первом приближении он не

оказывает никакого влияния на вашу высоту над уровнем моря, – ведь это не то, что на крутом склоне, где вы за один шаг заметно спускаетесь или поднимаетесь в зависимости от того, в каком направлении вы идете. Теперь вам, наверное, понятно, почему один шаг из самой низкой точки не играет роли. Если бы это было не так, то шаг в другом направлении означал бы, что вы спускаетесь. Но так как вы находились перед этим в самой низкой точке, и, следовательно, спуститься ниже уже нельзя, то в качестве первого приближения можно считать, что один шаг не играет никакой роли.

Поэтому мы знаем, что если путь немножко изменить, то это в первом приближении не изменит действия. Нарисуем какой-нибудь путь, соединяющий точки А и В, и другой возможный путь следующего вида (см. рис. 3). Сначала мы перепрыгиваем сразу в близлежащую точку С, а затем движемся точно по такому же пути, как и раньше, до другой точки D, отстоящей от В на



Рис. 3

то же расстояние, что и С от А, поскольку оба пути абсолютно идентичны. Но, как мы только что установили, законы физики таковы, что общая величина действия при движении по пути АСDB в первом приближении совпадает с действием при движении по первоначальному пути АВ – в силу принципа минимума, если АВ – реальный путь.

Но это еще не все. Действие при движении по исходному пути от А до В должно совпадать с действием при движении от С до D, если мир не меняется при пространственных переносах, так как разница между этими двумя путями лишь в пространственном сдвиге. Поэтому если принцип симметрии относительно пространственных переносов справедлив, то действие при движении по пути от А до В должно быть таким же, как и на пути от С до D. Однако для настоящего движения действие для сложной траектории АСDB почти в точности совпадает с действием для траектории АВ и, следовательно, с действием для одной своей части, от С до D. Но действие для сложного пути представляет собой сумму трех частей: действие для движения от А до С, от С до D и от D до В. Поэтому, вычитая равное из равного, мы увидим, что вклад от движения от А до С и от D до В должен в сумме давать нуль.

Но при движении по одному из этих отрезков мы движемся в одну сторону, а при движении по другому – в другую. Если теперь взять действие при движении от А до С и рассматривать его как эффект движения в одном направлении, а действие при движении от D к В – как действие при движении от В к D, но с другим знаком из-за противоположного направления движения, то мы увидим, что для обеспечения нужного равенства необходимо, чтобы действие при движении из А в С совпадало с действием при движении из В в D. Но это – изменение действия при маленьком шаге из В в D. Эта величина – изменение действия при маленьком шаге вправо – одна и та же и в начале (от А к С) и в конце (от В к D). Значит, у нас имеется величина, которая не меняется со временем, если только справедлив принцип минимума и выполняется принцип симметрии относительно пространственных переносов.

Эта, не изменяющаяся во времени величина (изменения действия при малом шаге в том или ином направлении), оказывается в точности равной количеству движения, о котором говорилось в предыдущей лекции. Такова взаимосвязь между законами симметрии и законами сохранения, вытекающая из того, что законы подчиняются принципу наименьшего действия. А они подчиняются ему, как оказывается, потому, что вытекают из законов квантовой механики. Вот поэтому-то я и сказал, что в конечном счете связь между законами симметрии и законами сохранения объясняется законами квантовой механики.

Рассуждая точно так же относительно сдвигов во времени, мы приходим к закону сохранения энергии. Утверждение о том, что поворот в пространстве не меняет физических законов, оборачивается законом сохранения момента количества движения. Возможность же зеркального отображения не находит себе простого, с точки зрения классической физики, выражения. Физики называют это свойство четностью, а соответствующий закон сохранения – законом сохранения четности, но это лишь все запутывает. Я решил упомянуть о законе сохранения четности потому, что (возможно, вы читали об этом) этот закон оказался неверным. Произошло это потому, что оказался неверным принцип неразличимости правого и левого.

Раз уж я говорю о законах симметрии, мне хотелось бы сказать вам, что в связи с ними возникло несколько новых задач. Например, у каждой элементарной



частицы есть соответствующая ей античастица: для электрона это позитрон, для протона – антипротон. В принципе, мы могли бы создать так называемую антиматерию, в которой каждый атом был бы составлен из соответствующих античастиц. Так, обычный атом водорода состоит из одного протона и одного электрона. Если же взять один антипротон, электрический заряд которого отрицателен, и один позитрон и объединить их, то мы получим атом водорода особого типа, так сказать, атом антиводорода. Причем было установлено, что в принципе такой атом был бы ничуть не хуже обычного и что таким образом можно было бы создать антиматерию самого разного вида. Теперь позволим себе спросить, а будет ли такая антиматерия вести себя точно так же, как наша материя? И, насколько нам это известно, ответ на этот вопрос должен быть положительным. Один из законов симметрии заключается в том, что если мы сделаем установку из антиматерии, то она станет вести себя точно так же, как и установка из нашей обычной материи. Правда, стоит свести эти установки в одном месте, как произойдет аннигиляция и только искры полетят.

Раньше считалось, что материя и антиматерия подчиняются одним и тем же законам. Теперь же, когда мы знаем, что симметрии левого и правого не существует, возникает важный вопрос. Если взять нейтронный распад, но с эмиссией античастиц, так что антинейтрон распадается на антипротон и антиэлектрон (по-другому, позитрон) и нейтрино, то будет ли он происходить как и раньше, т. е. будут ли позитроны вылетать, вращаясь в левую сторону, или все будет по-другому?

Еще совсем недавно мы полагали, что все здесь будет наоборот, что позитроны (антиматерия) будут вылетать, вращаясь слева направо, а электроны (материя) – справа налево. В этом случае мы в действительности не смогли бы объяснить марсианину, что такое право и что такое лево. Ведь если бы вдруг оказалось, что он состоит из антиматерии, то он, поставив продиктованный ему опыт, наблюдал бы позитрон вместо электрона, а тот вращается в противоположную сторону, и марсианин решил бы, что сердце находится с другой стороны. Предположим, вы вышли на связь с марсианином и объяснили ему, как сделать человека. Он его сделал. Все в порядке, человек вышел на славу. Затем вы объясняете ему наши правила поведения. Наконец, вы строите хороший космический корабль и отправляетесь повидаться с искусственным человеком. Вы выходите ему навстречу, протягиваете руку. Если в ответ он протягивает вам тоже правую руку, – прекрасно, но если левую, – берегитесь, как бы вам с ним не аннигилировать!

Мне хотелось бы рассказать вам еще о некоторых свойствах симметрии, но говорить о них гораздо труднее. Кроме того, в природе есть совершенно замечательные явления, связанные с так называемой слабой симметрией. Разве не замечательно, например, что отличить правое от левого мы можем лишь по очень слабому эффекту  $\beta$ -распада? Это значит, что на 99,99 % природе все равно, что левое, что правое, – и вдруг одно едва приметное явление выходит из ряда вон и оказывается совершенно однобоким.

## О КРИСТАЛЛАХ, ПОЛИЭДРАХ, РАДИОЛЯРИЯХ, ВОЛЬВОКСАХ, ФУЛЛЕРЕНАХ И НЕМНОГО – О ПРИРОДЕ ВЕЩЕЙ<sup>5</sup>

Из студенческих лет память сохранила много забавных эпизодов. Однажды накануне Нового года в аудиторию буквально вбежал профессор кристаллографии И.И. Шафрановский. Кто его помнит, тот поймет, насколько странно было видеть очень пожилого, сгорбленного, обычно неторопливого маститого ученого столь возбужденным. Побегав вдоль доски, член нескольких зарубежных академий достал дрожащими руками из кармана пиджака листок белой бумаги и, развернув его, показал нам довольно симпатичную, явно вырезанную руками ребенка снежинку. «Посмотрите, какой ужас! Все ли видят, какой это ужас?» – проскрипел своим характерным надтреснутым голосом Илларион Илларионович. И после длинной паузы, окинув печальным взглядом никак не отреагировавшую огромную холодную аудиторию и потрясая над головой бумажкой, профессор трагически произнес: «Вот как плохо учат наших внуков в детских садах! Запомните на всю жизнь – не бывает пятиугольных снежинок!»

Вторая история связана с именем столь же прославленного ученого – профессора минералогии Д.П. Григорьева. Что тут скрывать, мы его здорово побаивались. Уж больно строг был, хотя и справедлив. Байками про «ДЭПЭ» выпускники Ленинградского горного института до сих пор пугают молодых студентов-геологов. Зато экскурсии в Минералогический музей института и Эрмитаж, которые Дмитрий Павлович вдохновенно проводил для своих учеников, были незабываемыми. Как-то стоя с нами перед замечательной друзой горного хрусталя неподалеку от столь же уникальной глыбы малахита, Дмитрий Павлович заметил, что в фондах музея хранятся не менее красивые экспонаты. И на наш недоуменный вопрос, почему бы их не поставить вместо вон той невзрачной витрины с бокситами, ответил: «Как специалисты вы должны знать следующую правду. В жизни чаще встречаются серенькие и поцарапанные, а не яркие и сверкающие гранями кристаллы. Научитесь одинаково ценить и бриллиант в перстне, и мутное зерно кварца в граните, и чешуйку каолинита в скользкой после дождя глине». Помня эти уроки, мне хочется рассказать еще одну правду, которая проясняется прямо на наших глазах и кажется мне важной.

### КРИСТАЛЛЫ И ПОЛИЭДРЫ

Речь пойдет о формах кристаллов, причем не каких-то экзотических, а самых обычных – в виде полиэдров (многогранников). Именно такими они вырастают в благоприятных условиях: при не очень больших пересыщениях питающих растворов, медленном изменении параметров среды, не теснимые соседями, не сотрясаемые подвижками земной коры... Естественная огранка кристаллов издревле поражала человеческое воображение. Поэтому ясно, что ее природа глубоко изучена. Кристаллография прочно стоит на геометрическом основании. При описа-

<sup>5</sup> [http://vivovoco.astronet.ru/VV/JOURNAL/NATURE/08\\_04/SPACE.HTM](http://vivovoco.astronet.ru/VV/JOURNAL/NATURE/08_04/SPACE.HTM)

нии форм кристаллов удобным инструментом является теория симметрии. В зависимости от вида и числа осей, а также наличия плоскостей симметрии и центра инверсии кристаллы разделены на 7 сингоний и 32 класса. В каждом из них разрешены лишь определенные простые кристаллографические формы (всего 47), в сочетании образующие облик кристалла, если только он не искажен последующими процессами. Комбинации простых форм дают огромное теоретическое разнообразие вариантов. Специалистов давно интересует вопрос, какие из них встречаются в природе чаще. На сегодня установлено, что наиболее часты кристаллы планаксиального вида симметрии моноклинной и ромбической сингоний. Опуская подробности, поясним, что это не самые симметричные фигуры, хотя они достаточно далеки от форм тривиальных, вообще не содержащих элементов симметрии. Такой класс тоже имеется в систематике, хотя и выглядит изгоем перед лицом остальных, в которых есть хотя бы один, а чаще несколько замысловато взаимодействующих элементов симметрии.

Теоретически и фактически огромное разнообразие форм кристаллов подсказало мне идею рассмотреть их на фоне всего мыслимого многообразия полиэдров. И чтобы охватить их единым взглядом, нам не обойтись без некоторых упрощающих определений. Во-первых, под комбинаторным типом полиэдра далее будем понимать его совокупную характеристику, включающую число, тип (3-, 4-, ...,  $n$ -угольные) и способ соединения граней. Комбинаторный тип не меняется при непрерывной деформации полиэдра. Так, любой куб эквивалентен любому параллелепипеду. Во-вторых, под комбинаторной симметрией будем понимать симметрию самого симметричного полиэдра, имеющего тот же комбинаторный тип. Польза этих определений состоит в том, что если число различных полиэдров с данным числом граней (не меньше 4) бесконечно, то число их комбинаторных типов конечно и исчислимо. При этом группа симметрии любого полиэдра (в зависимости от его конкретной метрической реализации) является некоторой подгруппой в группе комбинаторной симметрии. Иначе говоря, бесконечное разнообразие абстрактных полиэдров на уровне комбинаторных типов и симметрий становится обозримым и характеризуемым.

Систематическое перечисление комбинаторных типов полиэдров было начато английским математиком Т.П. Киркманом (1862), нашедшим все 4...8-эдры. Наш соотечественник Е.С. Федоров (1893), заложивший основы теоретической кристаллографии, с помощью оригинального алгоритма перечислил все 4...7-эдры, а также простые (в каждой вершине сходятся по три ребра) 8- и 9-эдры. Немец О. Гермес (1899), также независимо, нарисовал все 4...8-эдры, а его земляк М. Брюкнер (1900) – простые 4...10-эдры. Этим завершился «период рисования», достоинством которого было всестороннее изучение каждой найденной формы. Но число полиэдров достигло такой величины, что ручной труд оказался далее невозможным. Прошло 65 лет, прежде чем к проблеме вернулись вооруженные компьютерами математики. Американец Д.У. Грейс (1965) пересчитал все простые 4...11-эдры, его соотечественники Р. Боуэн и С. Фиск (1967) – простые 4...12-эдры, голландец П.Дж. Федерико (1969, 1981) – все 9- и 10-эдры, наконец, швейцарец П. Энгель (1982, 1994) с помощью федоровского алгоритма нашел все 11-, 12- и простые 13-эдры. Я проверил данные о комбинаторных типах и симметрии всех 4...10-, а также простых 11...13-эдров, устранил некоторые ошибки и опубликовал изображение всех 4...8- и простых 9...12-эдров, поскольку – увы! – до сих пор самое лучшее описание полиэдра – его изображение. Для простых 13...15-эдров впервые найдена статистика точечных групп симметрии. Этим, в

главных чертах, и характеризуется сегодняшнее состояние проблемы. Каковы же основные результаты по существу?

Все 4-, 5- и 6-эдры (1, 2 и 7 типов, соответственно) комбинаторно симметричны. Из 7-эдров (34) комбинаторно асимметричны 7 (рис.1), из 8-эдров (257) – 140, 9-эдров (2606) – 2111, 10-эдров (32 300) – 30 014, простых 11-эдров (1249) – 970, 12-эдров (7595) – 6756, 13-эдров (49 566) – 47 030, 14-эдров (339 722) – 331 796, 15-эдров (2 406 841) – 2 382 352. Тенденция очевидна – с ростом числа граней доля комбинаторно асимметричных полиэдров монотонно растет, достигая для 10-эдров в целом 93%, а для простых 15-эдров – 99%. Нас, конечно, интересует физическая интерпретация найденной закономерности. Однако здесь возникает сложность. По своей природе математика не является прислугой в доме естественных наук, но озабочена лишь собственной непротиворечивостью. И воистину достойно удивления, что всякая ее находка со временем обнаруживает адекватный природный объект. Впрочем, здесь внимательный читатель может заметить, что приведенная выше статистика точечных групп симметрии кристаллических полиэдров явно противоречит таковой для полиэдров абстрактных. Верно, но в последние годы благодаря применению сложнейшей аппаратуры ученые сумели проникнуть в мир микро- и наноразмерных минеральных индивидов. Оказалось, что подавляющее большинство открытых, что называется, «на кончике иглы» минеральных видов относится к низкосимметричным формам. Один из самых удачливых охотников за новыми минералами А.П. Хомяков прогнозирует изменение статистики в пользу низкосимметричных форм к 2005 г. По-видимому, природное многообразие кристаллов все же верно реализует главную потенцию нашего мира – довлеющее преобладание комбинаторно асимметричных форм.

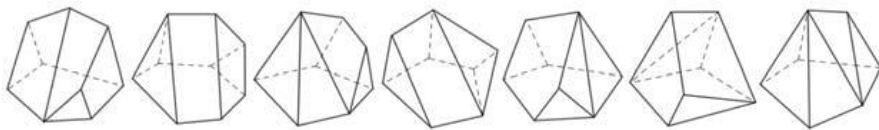


Рис. 1. Все комбинаторно асимметричные 7-эдры. Никакой непрерывной деформацией нельзя получить из них симметричные формы

## РАДИОЛЯРИИ

Изучение абстрактных полиэдров не только увлекательно само по себе, но и может принести практическую пользу. Поскольку не всякий читатель сочтет бесспорно полезным установленный факт асимптотического преобладания комбинаторно асимметричных форм над симметричными, я расскажу о полиэдрах, известных очень давно, но очевидная полезность которых обнаружилась совсем недавно.

В комбинаторной геометрии полиэдров есть замечательная теорема о том, что невозможен выпуклый полиэдр, у которого одновременно отсутствовали бы 3-, 4- и 5-угольные грани. Причем, если отсутствуют 3- и 4-угольные грани, то 5-угольных должно быть сразу не менее 12. Простейший пример – додекаэдр. Прелесть теоремы состоит в том, что она утверждает что-то важное о геометрических потенциях окружающего мира, которые нам даны и которые мы с легкостью не замечаем.

А можно ли разрешить наличие на полиэдре лишь 5- и 6-угольных граней? И еще потребовать для простоты представления, чтобы они сходились по три в каж-

дой вершине. Оказывается, подобные формы уже изучал великий Л. Эйлер. И доказал, что у них должно быть ровно 12 5-угольных граней при сколь угодно большом числе 6-угольных! Правда, 13-эдры указанного типа невозможны. Это чуть-чуть уточняет теорему Л. Эйлера – первую из целого ряда теорем, характеризующих комбинаторное многообразие фуллеренов. Именно такое имя получили указанные гранные формы в дальнейшем. Однако обо всем – по порядку. Перенесемся назад во времени.

Вспомним рубеж XIX и XX вв. Бурный научный и промышленный прогресс. Мир упивается новыми техническими достижениями. Заводы, фабрики, автомобили, самолеты, корабли, радио, телефон... И рядом со всем этим почти незаметными остались научные океанографические экспедиции. Среди прочего, их результатом явилось первое микроскопическое исследование глубоководных илов, открывшее фантастический мир ажурных скелетов радиолярий, населяющих толщу Мирового океана. Благодаря Э. Геккелю, издававшему, кроме научных трудов, и красочные альбомы зарисовок, публика вскоре была зачарована невиданными картинами. В 1902 г. 18 брошюр под общим названием «Красота форм в природе», содержащих 90 красочных таблиц, были изданы в Санкт-Петербурге товариществом «Просвещение». Вы легко найдете среди них полиэдрические скелеты, явно относящиеся к фуллеренам или родственным им формам (рис. 2).

В 1936 г. советский математик и механик Д.Д. Мордухай-Болтовской в «Записках Ростовского государственного университета» опубликовал обширную работу под громким, но заслуживающим того названием «Геометрия радиолярий». По систематичности и тщательности проработки проблемы она не превзойдена до сих пор. Впрочем, правильнее будет сказать, что она практически забыта вместе с именем автора. Для нас здесь важно то, что на рисунках среди прочих форм можно видеть все те же фуллерены (рис. 2). Статья начинается словами «правильные формы в природе объясняются экономией материала». К этой мысли мы еще вернемся.

«Ну и что из того, кроме красоты форм?» – спросит прагматично настроенный налогоплательщик. А то, что проблемы таксономии (классификации) и филогении (эволюционного родства) радиолярий далеко не исчерпаны. И если изучение сложных форм их скелетов хоть немного прояснит данные проблемы, то это позволит продвинуться в расчленении и корреляции разрезов погребенных и современных океанических осадков, реконструкции палеогеографических обстановок и, в конечном счете, прогнозировании минеральных ресурсов.

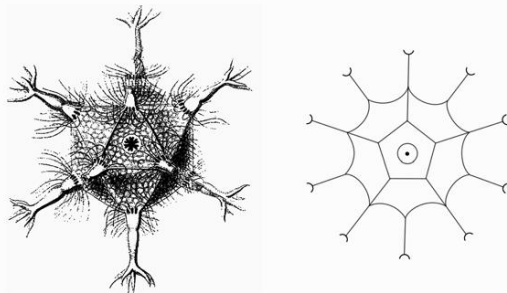


Рис. 2. Скелеты *Circogonia icosahedra* (слева, по Э. Геккелю) и *C. dodecahedra* (справа, по Д.Д. Мордухай-Болтовскому), геометрически дуальным простейшему фуллерену – додекаэдру

## ВОЛЬВОКСОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Теперь мы плавно переместимся в смежную область. Примерно в то же время в прудах в окрестностях Харькова советский биолог А.Б. Коршиков изучал микроскопические колониальные зеленые водоросли семейства вольвоксовых. Было бы неправильно сказать, что до него ими никто не интересовался. Но его зарисовки были настолько детальными, что до сих пор кочуют буквально по всем соответствующим отечественным учебникам, каталогам и монографиям. По-видимому, именно благодаря ему удалось выяснить о видах *Pandorina morum*, *Volvox aureus*, *V. polychlamys* и *V. globator* следующее любопытное обстоятельство.

Они образуют колонии клеток в виде однослойных сфер диаметром от долей до нескольких миллиметров. При этом клетки так плотно скреплены плазмодесмами, тянущимися от ядра к ядру, что колонии при ближайшем рассмотрении оказываются полиэдрами. Теоретический расчет последних я провел лишь для колоний *P. morum*, образованных 16 клетками. Для них возможны всего три комбинаторно различные формы, две из которых – фуллерены. Один из фуллеренов не имеет плоскости симметрии и потому обладает энантиоморфным (зеркально-симметричным) двойником (рис. 3). Аналогичный расчет для других колоний с числом клеток от 100 до 20 000 сталкивается с вычислительными трудностями, не преодолимыми за разумное время. Формотворчество природы поистине превосходит человеческие возможности!

Человек, как известно, уже превратился в геологическую силу, большей частью разрушающую. И с помощью тех же водорослей мы пытаемся определить степень нашего воздействия на природу. Идея проста. Начиная с некоторого предела, морфологические особенности организма становятся чувствительными к отравлению среды обитания. Этот рубеж мы и надеемся установить для *P. morum*, анализируя частотный спектр их морфологических разновидностей при разных типах и интенсивностях загрязнений. Если это удастся, то мы получим новый индикатор экологического стресса. Параллельно попробуем определить биологическое разнообразие вольвоксовых. Заметим, что они широко распространены в южных и средних широтах нашей страны, а встречаются вплоть до Арктики. Это усиливает наш интерес к их возможной биоиндикаторной роли в районах интенсивной горнодобывающей, металлургической и сельскохозяйственной деятельности.

Самостоятельное значение имеет анализ распространенности в природе и биоиндикаторной роли энантиоморфов. Читателю наверняка известно, что в неорганическом мире такие двойники встречаются одинаково часто, а в мире органическом их распределение резко асимметрично. Например, закрученность всех молекул ДНК и почти всех раковин улиток в одну сторону. Эта проблема тесно связана с нашими представлениями о происхождении самой жизни. В разное время к ней обращались Л. Пастер, П. Кюри, В.И. Вернадский. Энантиоморфы *P. morum* – еще один удобный объект для исследования.

## ФУЛЛЕРЕНЫ

А теперь перенесемся в совсем другую область – архитектуру. И вы уже догадались, там, где речь идет о гармонии, не обойтись без фуллеренов. Верно. Как, не прибегая к опорам, надежно и эстетично защитить крышей большие пространства? Например, футбольный стадион или выставочный зал. Этот вопрос волно-

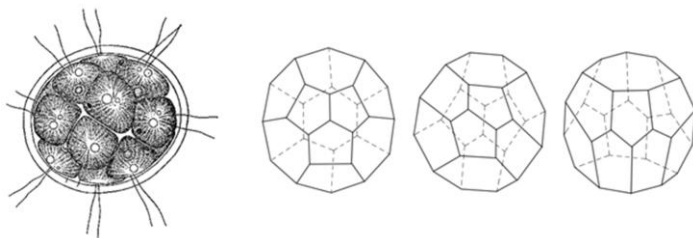


Рис. 3. Прорисовка реальной колонии *Pandorina morum* (слева, по А.Б. Коршикову), и ее полиэдрическая интерпретация

вал многих архитекторов. В 60–70-х годах прошлого века американца Р.Фуллера осенила идея строить полусферические купола с минимумом балок, обеспечивающих прочность конструкции. Как вы думаете, что получилось в результате многочисленных инженерных расчетов? Половинка огромного футбольного мяча, если представить его швы и кожаные лоскутки в виде балок и дырок. Сам же футбольный мяч есть все тот же фуллерен. Именно такой павильон выстроил Фуллер для Всемирной выставки «ЭКСПО-67» в Монреале. Кстати, он любил спрашивать у своих коллег: «Сколько весит ваша конструкция?» Не правда ли, очень похоже на высказанную ранее мысль Мордухай-Болтовского об экономии материала в природных фуллеренах?

Теперь предлагаю заглянуть в астрофизику. В начале 80-х годов прошлого века американец Г. Крото изучал методами микроволновой спектроскопии состав газа в атмосферах звезд и межзвездных облаках. В атмосфере звезд-гигантов он обнаружил цепочечные молекулы, образованные атомами углерода и азота. В это же время англичане Р. Смолли и Р. Керл проводили исследования в кластерной химии с помощью аппарата, позволявшего превращать в плазму практически любое вещество. Счастливый случай свел их вместе. В 1985 г. был выполнен модельный эксперимент по лазерному испарению графита с его последующим охлаждением в сверхзвуковой струе гелия. Масс-спектрометрический анализ показал, что в продуктах преобладали кластеры с четным от 30 до 100 числом атомов, причем в подавляющем большинстве –  $C_{60}$  и  $C_{70}$ .

Их структурный анализ составил самостоятельную проблему. Удалось установить, что полученный порошок растворяется в бензоле. И в согласии с известным химическим принципом – «похожее растворяется в похожем» – было решено, что в структуре кластеров принимают участие типичные для бензола 6-членные кольца. Но свойства порошка не походили на свойства известных кристаллических модификаций углерода: графита, алмаза и карбина. Родилась блестящая идея. А что, если замкнуть на себя плоскую графитовую сетку, составленную из 6-членных колец. При этом на полиэдре неизбежно возникали 5-членные кольца. Дальнейшие расчеты продемонстрировали, что физической стабильности подобных молекул способствуют как можно более высокая симметрия и как можно меньшее число контактов 5-членных колец. Такими простейшими формами, обладающими к тому же высокой симметрией, в полном соответствии с экспериментом оказались полиэдры  $C_{60}$  и  $C_{70}$ , которые выглядят как футбольный мяч! В честь Фуллера полиэдрические молекулы указанного типа назвали фуллеренами.

Заметим, что стабильность молекулы  $C_{60}$  была предсказана японцем И. Осавой еще в 1970 г. Наши химики Д.А. Бочвар и Е.Г. Гальперн в 1973 г. подтвердили эту

догадку необходимыми расчетами. Но экспериментаторы не проявили интереса к этим теоретическим работам. В результате Нобелевская премия по химии за экспериментальный синтез и расшифровку структуры фуллеренов была присуждена в 1996 г. Керлу, Крото и Смолли. В чем же значение открытия? Не в последнюю очередь в том, что фуллерены представляют собой новую стабильную форму углерода. А ведь сама наша жизнь так тесно с ним связана! Вскоре фуллерены нашли и в природе: фульгуритах (породах, расплавленных при ударе молнии) Колорадо и шунгитах (высокоуглеродистых породах спорного, скорее всего магматического и метаморфического генезиса) Северной Карелии. Но главное значение открытия, конечно, состоит в огромных перспективах, связанных с получением на основе фуллеренов множества современных материалов.

Судите сами. Установлено, что фуллерены могут присоединять другие элементы и комплексы внутри и снаружи полиэдра, а также на место отдельных атомов углерода. Получаемые классы соединений – эндоэдры, экзоэдры и металлокарбонаты – обладают уникальными свойствами. Эндоэдры рассматриваются как потенциальные коллекторы других элементов. Это могут быть вредные элементы, и мы получим экологически надежные хранилища нового поколения для токсичных и радиоактивных отходов. Это могут быть полезные элементы, и мы получим медицинские препараты нового типа. Экзоэдры уже находят практическое применение. Опыты по их гидrogenизации позволили японцам создать экологически безвредные аккумуляторные батареи, при тех же габаритах запаасающие в пять раз больше водорода, чем существующие металлгидридные никелевые.

Кристаллы, созданные на основе фуллерена  $C_{60}$  с введением атомов щелочных металлов, обладают сверхпроводимостью при рекордно высоких температурах – 19–33 К. Из высших фуллеренов получают трубки с наноразмерными отверстиями. В эксперименте они охотно вкасывали расплавленный свинец, образуя проволоку с естественным углеродным покрытием. Плотнo прилегая друг к другу, такие трубки образуют многожильные кабели. Это материал даже не для микро-, а для наноэлектроники будущего. А еще растворы фуллеренов обладают нелинейными оптическими свойствами, что позволяет строить оптические затворы, предохраняющие от вредного излучения. А еще на основе фуллеренов создаются как сверхнизко-, так и сверхвысокотемпературные смазочные материалы и всевозможные полимеры с уникальными свойствами. А превращение фуллеренов в алмаз происходит при гораздо более мягких условиях экспериментального синтеза, чем превращение графита. И еще много-много других применений, составляющих так называемые высокие технологии, которые завтра станут обыденными.

Сегодня нам еще удается удерживать приоритет в теоретическом изучении комбинаторного разнообразия фуллеренов. Передо мной на экране компьютера генерируются, сравниваются, сортируются и характеризуются различными параметрами все более сложные фуллерены. Нами успешно ведется компьютерный поиск и исследование параметров наиболее симметричных, в особенности икосаэдрических, фуллеренов без контактирующих 5-угольных граней. Именно эти формы интересуют сейчас специалистов по синтезу, поскольку, как мы упоминали, они потенциально стабильны (рис. 4). Изучено полное комбинаторное многообразие фуллеренов вплоть до  $C_{100}$ , а икосаэдрических (с симметрией  $35m$  и 235) – для любого числа образующих атомов. Результаты опубликованы в международных научных журналах. Как вы думаете, кто откликнулся первым и хотел бы тут же недорого купить компьютерные технологии? Китайские химики и турецкие



биохимики. С сожалением приходится констатировать нерасторопность представителей отечественной промышленности.

### НЕМНОГО О ПРИРОДЕ ВЕЩЕЙ

Симметрия ассоциируется у любого человека с такими категориями, как размерность, пропорциональность, устойчивость, стабильность, гармония, надежность, предсказуемость, покой. Не потому ли для большинства из нас симметрия так притягательна? В этом смысле асимметрия – ее полная противоположность. Она волнует и беспокоит. Опираясь на данные естественных наук, можно сказать, что симметричные конфигурации структурных элементов на разных уровнях строения материи обычно более стабильны, чем асимметричные. Так, низкосимметричные минералы образуются, как правило, на заключительных стадиях геологического процесса и устойчивы в очень узком диапазоне условий. Иначе говоря, стабильные конфигурации – лишь временные, редкие остановки на пути вечного движения материи. Временная относительная устойчивость на фоне глобальной неустойчивости – вот правда о нашем мире.

В частности, она проявляется и в довлеющем преобладании комбинаторно асимметричных полиэдров над симметричными. И, заметим попутно, наряду с теорией симметрии пришло время строить теорию асимметрии, определив ее позитивно и не рассматривая лишь как недосимметрию.

Недавно я провел эксперимент над высокообразованными коллегами, попросив назвать все известные им полиэдры. Выяснилось, что никто не назвал ни одной комбинаторно асимметричной формы. Иначе говоря, никто не знал нормы окружающего мира! Феномен объясняется просто. В раннем детстве мы играем кубиками и пирамидками. Наверное, это благоприятно действует на психику, ведь не-

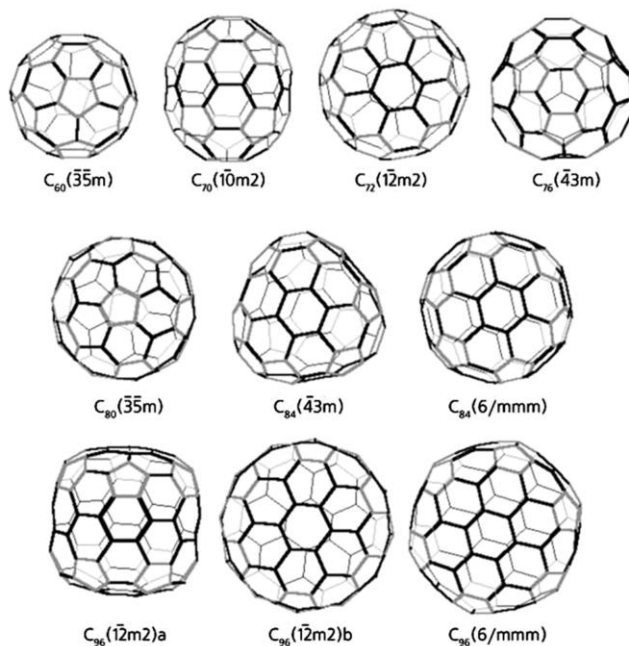


Рис. 4. Потенциально стабильные фуллерены диапазона  $C_{60}$ –  $C_{100}$

устойчивая конструкция заставляет ребенка плакать. Но в школе, а затем и в университете, восхищаясь телами Платона, Архимеда, Каталани, Залгаллера, мы так и не выходим за пределы детского очарования симметричными формами. По-видимому, уже здесь на уровне подсознания формируется и незаметно транслируется во все сферы психики ошибочное представление о том, что устойчивость и предсказуемость есть норма бытия всего сущего в этом мире. Теоретическая физика давно рассталась с лапласовским детерминизмом. Но мы все еще болезненно реагируем на встречающиеся на жизненном пути неустойчивости. Мне кажется, здесь есть о чем задуматься.

И все же, если нам удастся зафиксировать стабильную форму, то она, скорее всего, симметрична. Ярчайший пример – фуллерены. Знакомство с ними захватывает сразу. Здесь все поражает. И строгая красота, и целесообразность, опробованная природой и обществом в столь различных ипостасях: углеродистые фуллерены, скелеты радиолярий, колонии зеленых водорослей, мячи для футбола и регби, купола выставочных залов и многое другое. Предпосылкой этого служит бесконечное комбинаторное многообразие фуллеренов, заданное поразительно простыми исходными условиями. Природе и человеку есть из чего выбирать. Оптимальность конструкции будет достигнута при любом смещении параметров среды и социального заказа. При современной специализации науки за множеством единичных фактов мы подчас забываем о природе вещей, пока вдруг не наталкиваемся на феномен удивительный, подобный фуллеренам, сквозь который настойчиво просвечивают единство и красота мира. Согласитесь, ведь мы забыли, что изначально «космос» значил «красота», и повседневно довольствуемся косметикой, т.е. украшательством.

## СИММЕТРИЯ ЖИВОТНЫХ И ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЕ У ПРОСТЕЙШИХ (PROTOZOA)<sup>6</sup>

### 1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Описание строения каждого животного складывается из установления образующих его частей, описания каждой из них в отдельности и описания их взаимной связи и расположения. Разделение целого на части и описание частей составляют предмет *т е к т о л о г и*; синтез целого, обратное его построение из частей, составляет предмет *а р х и т е к т о н и к и*<sup>7</sup>.

Методы архитектуроники довольно разнообразны. Чаще всего при описании архитектуронического плана строения целого животного или какого-либо из аппаратов его тела мы ограничиваемся простым перечислением взаимной связи и расположения частей описываемого объекта.

Наряду с этим в отдельных случаях оказались применимы и более точные методы описания формы организмов; сюда относятся попытки приложения аналитической геометрии, например, исследования В. Мёллера (1878) по архитектуронике раковины корненожек *Fusulinidae* или изучения математических закономерностей закручивания раковины *Bivalvia* (F. Naas, 1929–1933) и т. д. Многообразные и интересные пути использования математических методов в морфологии организмов намечены D<sup>2</sup>Arcty Thompson (1942). Наиболее плодотворным оказалось, однако, приложение учения о симметрии. Последнее является единственным широко разработанным среди более точных методов архитектуроники. Мы воспользуемся этим методом для того, чтобы сравнить между собою основные планы строения важнейших групп *Metazoa*, но сначала познакомимся с гораздо более многообразными проявлениями симметрии, встречающимися у простейших.

Симметричными мы называем тела или фигуры, состоящие из таких частей, которые путем известных преобразований могут быть совмещены друг с другом. Для нас наиболее существенны два типа симметрических преобразований: отражение от плоскости симметрии и вращение вокруг оси симметрии. Плоскость симметрии и ось симметрии называются элементами симметрии.

П л о с к о с т ь ю с и м м е т р и и является такая плоскость, которая делит данное тело на две равные и зеркально подобные половины. Каждой точке тела, расположенной по одну сторону плоскости симметрии, соответствует такая же точка на другой стороне. Если мы из какой-либо точки *a* данного тела опустим перпендикуляр на плоскость симметрии и продолжим его по другую сторону плоскости, то на расстоянии, равном расстоянию точки *a* от плоскости симметрии, окажется точка *a*<sub>1</sub>, во всем подобная точке *a* (рис. 1, *A*).

---

<sup>6</sup> Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Том I. Проморфология. М.: Изд-во «Наука», 1964. С. 20–33.

<sup>7</sup> Оба эти термина мы всюду употребляем в указанном здесь смысле, не вкладывая в них того неопределенного и расширенного содержания, которое вкладывал в них творец этих терминов Е. Наескел (1866).

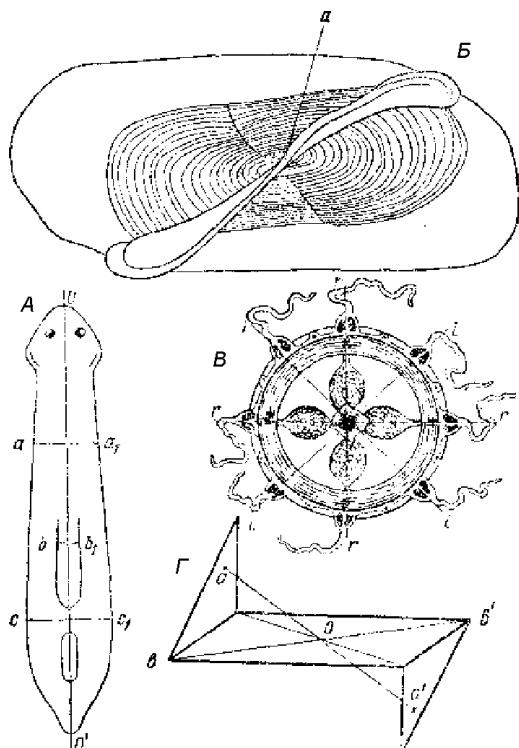


Рис. 1. Примеры основных видов симметрии *Metazoa*:

*A* – турбеллярия *Euplanaria lugubris*, единственный элемент симметрии – плоскость симметрии 0 – 0'; взаимно симметричные точки обозначены одинаковыми буквами ( $a - a_1$ , и т. д.); *Б* – сифонофора *Velevella* – вид с аборальной стороны; по диагонали диска проходит парус; через точку  $a$  перпендикулярно к плоскости чертежа проходит ось симметрии 2-го порядка; плоскостей симметрии нет; *В* – гидромедуза *Clytia*; имеется ось симметрии 14-го порядка и 4 плоскости симметрии, пересекающиеся вдоль этой оси; *Г* – модель фигуры, обладающей центром симметрии (O) и лишенной осей и плоскостей симметрии: вырезанный из бумаги параллелограмм, острые концы которого отогнуты одинаково, но в разные стороны от плоскости прямоугольника, образуящегося после их загибания

О с ь ю с и м м е т р и и называют прямую линию, так проходящую через тело, что при повороте на известный угол вокруг этой линии как оси вращения тело совпадает само с собой. Если угол поворота, при котором происходит совпадение, составляет  $180^\circ$ , т. е.  $1/2$  окружности, то при повороте на полную окружность совпадения повторяются дважды, и такая ось обозначается как ось симметрии 2-го порядка (рис. 1, *Б*). Если угол поворота, при котором происходит совпадение, равен  $1/3$  окружности, мы говорим об оси симметрии 3-го порядка, если он равен  $1/4$  окружности, – оси симметрии 4-го порядка и т. д.

Осью симметрии 1-го порядка обладало бы тело, которое совмещается с самим собою лишь при повороте на  $360^\circ$ , – условие, которому отвечает любое тело; поэтому ось вращения 1-го порядка за элемент симметрии не считается.

В том случае, если в каком-либо теле имеются 2 или больше плоскостей симметрии, пересекающихся вдоль одной прямой, эта последняя necessarily оказывается осью симметрии. При пересечении двух плоскостей симметрии возникает

ось симметрии 2-го порядка, при пересечении трех плоскостей – ось симметрии 3-го порядка, при пересечении четырех плоскостей – ось симметрии 4-го порядка и т.д., как это легко видеть из рис. 1, В.

Однако, как мы видели, ось симметрии может существовать и при полном отсутствии плоскостей симметрии, т. е. возможна чисто вращательная симметрия, и притом любого порядка. Чисто отражательная симметрия также возможна, но лишь при условии, что налицо имеется не более одной плоскости симметрии, по крайней мере при обычном понимании симметрии (см., однако, ниже, гл. VI, 1).

Кроме плоскости симметрии и оси симметрии, существует третий элемент симметрии – **ц е н т р с и м м е т р и и**. Это есть точка, делящая пополам все прямые линии, соединяющие между собой симметричные точки фигуры. Другими словами, если мы из какой-либо точки *a* данной фигуры (рис. 1, Г) проведем прямую линию к центру симметрии *O* и продолжим линию *aO* за центр, то на расстоянии *a'O*, равном *aO*, мы найдем точку *a'*, во всем подобную точке *a*. В органическом мире центр симметрии возникает всегда при пересечении оси симметрии четного порядка перпендикулярной к ней плоскостью симметрии, хотя чисто геометрически мыслимы фигуры, в которых центр симметрии существует самостоятельно, в отсутствие осей и плоскостей симметрии (рис. 1, Г).

Сочетание описанных элементов симметрии<sup>8</sup> ведет к чрезвычайно разнообразной и иногда весьма сложной симметрии организмов, и изменения симметрии внутри каждой группы животных бывают весьма закономерны. Учение о симметрии организмов обозначается как **д р о м о р ф о л о г и я**. Термин этот был введен Э. Геккелем, который, впрочем, и в него вкладывал расширительный смысл и давал ему несколько неясное определение, для нас сегодня мало приемлемое.

## 2. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ СИММЕТРИИ ПРОСТЕЙШИХ

Наиболее примитивная форма тела, встречающаяся у простейших, характеризуется полным отсутствием симметрии и обозначается как **а н а к с о н н а я** форма (Е. Наескел, 1866). Анаксонами являются амебы, а также амебообразные стадии других простейших, как, например, схизонт *Plasmodium vivax* и т. п. Правда, в отдельные моменты своего движения та или иная амеба может принимать определенную форму симметрии: *Amoeba polypodia* (рис. 2, В), плавающая в толще воды, может принимать форму, приближающуюся к многоосной гомаксонной (см. ниже), ползущая амеба иногда принимает форму, приближающуюся к двусторонне-симметричной (рис. 2, Б), и т. п. Однако эти более правильные формы являются здесь лишь быстро преходящим выражением определенного физиологического состояния и не характеризуют собой какую-либо стадию жизненного цикла вида в целом. В теле анаксона простейших не существует постоянных градиентов свойств ни в одном направлении, кроме направления от глубины к поверхности.

---

<sup>8</sup> Академик Д.В. Наливкин (1925) обобщает понятие симметрии, считая плоскость симметрии частным случаем поверхности симметрии, прямолинейную ось симметрии – частным случаем криволинейной оси симметрии и утверждая, что очень многие закономерности органических форм могут быть найдены путем обнаружения присущих этим формам элементов криволинейной симметрии. Свои взгляды он иллюстрирует примерами из морфологии и филогении палеозойских плеченогих. К сожалению, это интересное направление морфологии пока не получило дальнейшего развития.

Следующая по примитивности форма тела, которую мы встречаем у простейших, в противоположность анаксонной, лишенной всякой симметрии, представляет наибольшую полноту этой последней. Такой формой является шарообразная, сферическая. Шар обладает неопределенно большим числом осей симметрии порядка бесконечности, пересекающихся в одной точке, которая является и центром фигуры, и центром симметрии. Через этот центр можно провести также и бесконечное число плоскостей симметрии. Такой формой обладают клетки колониальной радиолярии *Collozoon* (*Spumellaria*), взрослые кокцидии (рис. 2, Г) и покоящиеся стадии многих других простейших. Бесконечно большое количество элементов симметрии ведет к тому, что никаких определенных осей в теле такого животного различить нельзя и нельзя найти никаких градиентов свойств ни в одном направлении, кроме направления от центра к периферии. В этом отношении сферические формы с их совершенной симметрией, именно ввиду ее совершенства, не отличаются от анаксонных форм, вовсе лишенных элементов симметрии.

Большинство солнечных животных (*Heliozoa*) образует следующую ступень: в их теле имеется центр симметрии и большое, но все же конечное число осей симметрии, пересекающихся в этом центре; однако ни число их, ни положение не являются строго постоянными (рис. 2, Д). Это – формы неопределенно полиаксонные. Сюда же относится множество радиолярий (в особенности из *Spumellaria*) и немногие другие простейшие.

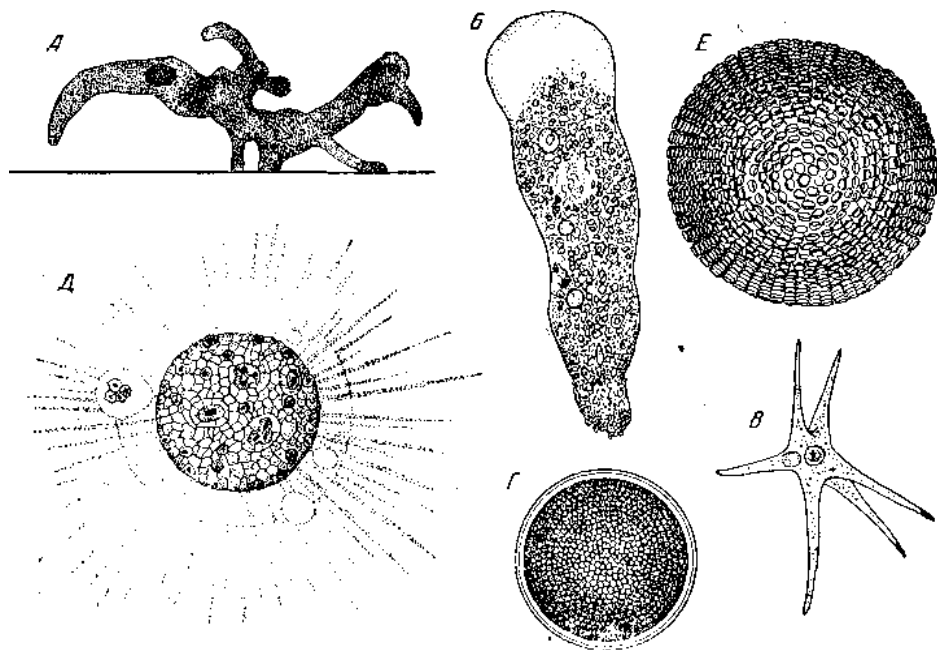


Рис. 2. Анаксонные и неопределенно полиаксонные простейшие:

А – ползущая *Amoeba proteus*, пример первичного отсутствия симметрии; Б – *A. proteus*, под влиянием гальванотаксиса принявшая почти двусторонне-симметричную форму; В – *A. polyrodia*, форма *radiosa*, Г – ооциста *Eimeria propria* (Coccidia); Д – *Actinosphaerium eichhornii* (*Heliozoa*) (из Doflein); Е – *Ethmosphaera polysyphonia* (*Radiolaria*) (по Heckel)

Следующий шаг представляют п р а в и л ь н о п о л и а к с о н н ы е формы, наиболее распространенные среди радиолярий. Правильно полиаксонные формы имеют строго определенное число осей симметрии определенного порядка, которые расходятся под строго определенными углами, пересекаясь все в одной точке. Точка пересечения здесь также в ряде случаев является центром симметрии. Число типов правильной полиаксонной симметрии ограничено: их столько же, сколько существует форм правильных многогранников. Пример этого типа представляет радиолярия *Hexastylus* (*Spamellaria*), имеющая скелет в виде решетчатого шарика с расходящимися от него шестью радиальными иглами (рис. 3, А). Иглы расходятся под прямыми углами, как оси куба. Симметрия *Hexastylus* подобна симметрии этой фигуры; как и через куб, через тело *Hexastylus* можно провести три оси вращения 4-го порядка, проходящие через противоположащие друг другу иглы и пересекающиеся в центре симметрии; 4 оси 3-го порядка, проходящие через центры треугольников, вершины которых образованы местами отхождения от поверхности шара ближайших друг к другу игл; 6 осей 2-го порядка и 9 плоскостей симметрии. Точно такой же симметрией обладает не имеющий с *Hexastylus*, с первого взгляда, ничего общего, *Lithocubus geometricus* (*Radiolaria Nasselaria*). Скелет этого последнего представляет 12 перекладин, расположенных по граням куба (рис. 3, Б). Этот пример показывает, насколько различны могут быть формы, обладающие одинаковой симметрией; и действительно, определенный тип симметрии говорит нам только об определенном взаимном расположении частей, тогда как строение тела зависит не только от расположения частей, но и от их собственного строения и способа соединения.

Полиаксонные формы вовсе не являются гомаксонными. Единственной гомаксонной фигурой является шар. У правильно полиаксонных форм имеются, как мы видели, оси симметрии нескольких различных порядков. Существенно то, что они расходятся от точки их пересечения под многообразными углами в различных направлениях. В отличие от этого с т а в р а к с о н н ы м и г о м о п о л я р н ы м и мы называем такие формы, у которых имеется одна главная ось симметрии, пересеченная по середине плоскостью симметрии, так что оба полюса оси одинаковы. Раз ось симметрии пересекается перпендикулярной к ней плоскостью симметрии, точка их пересечения является центром фигуры; таким образом, ставраксонно-гомополярные формы обязательно имеют центр фигуры; центром симметрии этот центр фигуры является лишь в тех случаях, когда главная ось – четного порядка. Наряду с главной осью, ставраксонно-гомополярные формы всегда имеют не менее двух других осей симметрии. Эти второстепенные оси располагаются в плоскости симметрии, пересекающей главную ось в ее середине, и сами пересекаются с нею в центре фигуры; они перпендикулярны к главной оси и все являются осями симметрии 2-го порядка. Именно ввиду того, что все второстепенные оси симметрии ставраксонных форм перпендикулярны к главной оси, эти формы и обозначаются как ставраксонные (т.е. с перекрещивающимися осями). Ставраксонные формы (а также монаксонные гетерополярные, см. ниже) часто обозначаются, как р а д и а л ь н о - с и м м е т р и ч н ы е; отдельные, симметрично повторяющиеся вокруг главной оси участки их тела обозначаются как антимеры. Число антимер равно порядку главной оси симметрии. Каждая из них представляет вырезку, ограниченную двумя плоскостями симметрии, расположенными через одну друг от друга (см. рис. 1, В). Лежащая между ними плоскость симметрии делит антимеру на две зеркальноподобные половинки. У гомополярных форм каждая антимера обладает двулучевой (см. ниже) симметрией, так

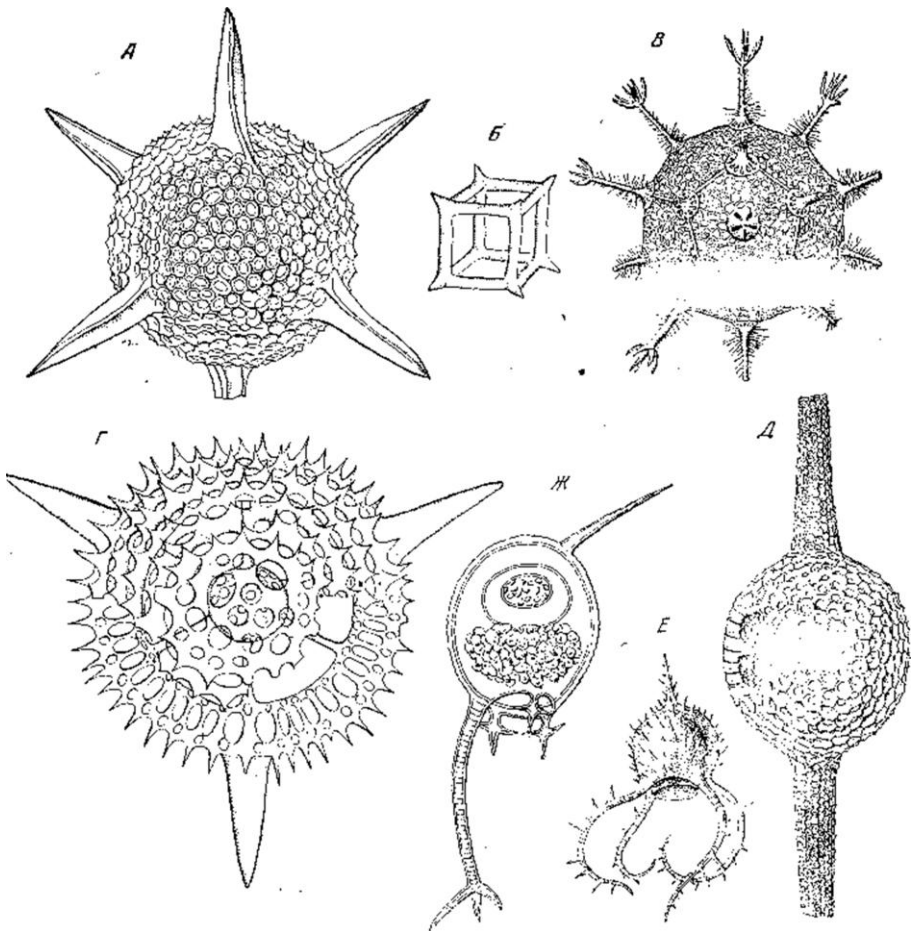


Рис. 3. Примеры различных форм симметрии у радиолярий:

Полиаксонные: А – *Hexastylus marginalis*, Б – *Lithocubus geometricus*; В – *Circorhegma dodecahedra*. Ставраксонные, гомополярные: Г – *Trigonocyclus triangularis*; Д – *Pipetta tubo*. Ставраксонные гетерополярные: Е – *Medusetta craspedota*. Билатеральные: Ж – *Euphysetta staurocodon* (по Heckel)

как она сохраняет проходящую через нее боковую ось симметрии 2-го порядка и две плоскости симметрии; у г е т е р о п о л я р н ы х форм, т.е. таких, у которых ось симметрии не пересекается перпендикулярной к ней плоскостью симметрии, каждая антимера имеет двусторонне-симметричную форму; единственным оставшимся у нее элементом симметрии является одна плоскость симметрии.

Геометрически говоря, границы антимер являются вполне произвольными; действительно, на рис. 1, В мы можем принять за границы антимер либо плоскости *i-i*, и в таком случае плоскости *r-r* окажутся плоскостями симметрии отдельных антимер, либо за границы антимер с таким же основанием мы можем принять плоскости *r-r*, и тогда плоскости *i-i* окажутся плоскостями симметрии отдельных антимер. Анатомически, однако, за антимеры условились принимать те ограниченные двумя плоскостями симметрии, расположенными через одну друг от друга, вырезки, которые представляются лучше обособленными, например лучи мор-



ской звезды и т. п. То направление, в котором лежит плоскость симметрии антимеры, обозначают как *p a d y c*, а направление, совпадающее с границами двух соседних антимер, получает название *и н т е р р а д и у с а*. Однако во многих случаях выбрать более обособленные антимеры не удается, и названия радиусов и интеррадиусов остаются произвольными. И, во всяком случае, не надо забывать, что антимеры, как таковые, не являются жизненными единицами, как считали Геккель, Serres и др., обладающими внутри организма какой-либо степенью самостоятельности, даже такой, какой у Metazoa обладают многие клетки и органы; антимеры – это участки тела, выделяемые нами в целях удобства анатомического описания, и не более.

Наиболее примитивные из ставраксонных форм обладают главной осью порядка, равного бесконечности, бесконечным числом плоскостей симметрии, пересекающихся вдоль главной оси, и бесконечным числом осей симметрии 2-го порядка, расположенных в плоскости симметрии, пересекающей главную ось. В отношении таких форм об антимерах вообще говорить не приходится. Из геометрических фигур такой формой симметрии обладают эллипсоид вращения, прямой круговой цилиндр и т. п. Среди простейших подобной симметрией отличаются некоторые раковины корненожек, как, например, раковина *Orbitolites*, имеющая форму короткого отрезка цилиндра, вроде монеты; далее – многие веретенообразные споры грегариин, многие радиолярии, в особенности из отряда Spumellaria (рис. 3, Д).

Наряду с этим встречаются ставраксонные формы с главной осью какого-либо определенного порядка, например, 2, 3, 4, 5, 10 и т. п. Среди радиолярий ставраксонные формы с главной осью какого-либо определенного порядка очень часто выводятся из форм предыдущего типа; так, например, из чечевицеобразных Discoidea (Spumellaria) с главной осью неопределенно большого порядка, вроде *Coccodiscus*, выводятся такие формы, как *Trigonocyelia* (рис. 3, Г), обладающая главной осью 3-го порядка, что обусловлено громадным развитием трех радиальных шипов, отходящих от экватора чечевицы и расходящихся под углами в 120°.

Следующая ступень в развитии симметрии простейших состоит в дифференцировке полюсов главной оси у монаксонных форм. Когда оба полюса становятся различными, исчезает плоскость симметрии, перпендикулярная к главной оси, а вместе с ней и центр фигуры, и центр симметрии и все оси симметрии 2-го порядка. Кроме главной оси, ставшей единственной осью симметрии, остается некоторое количество плоскостей симметрии, число которых определяется порядком оси симметрии. Такая *м о н а к с о н н а я г е т е р о п о л я р н а я* форма встречается среди простейших очень часто. Сюда относятся раковины некоторых корненожек (*Lagena*, *Diffugia*, *Arcella*) (рис. 4, Б), скелеты многих радиолярий (главным образом из Nassellaria и Phaeodaria), споры некоторых грегариин, многие из числа взрослых грегариин, некоторые Flagellata, ряд инфузорий из отряда Holotricha (*Prorodon*, *Didinium* – рис. 4, В и др.).

При этом, как и среди гомополярных форм, либо мы встречаем и здесь ось симметрии неопределенно большого порядка и неопределенно много плоскостей симметрии, пересекающихся вдоль этой оси, либо порядок оси симметрии и соответствующее ему число плоскостей симметрии являются строго определенными. К первой категории относится большинство только что перечисленных форм; вторая – тоже довольно многочисленна. Так, у радиолярий *Medusetta* (Phaeodaria) ось 4-го порядка и 4 плоскости симметрии (рис. 3, Е); у некоторых сплюснутых *Lagena* (Foraminifera) – ось симметрии 2-го порядка и 2 плоскости симметрии.

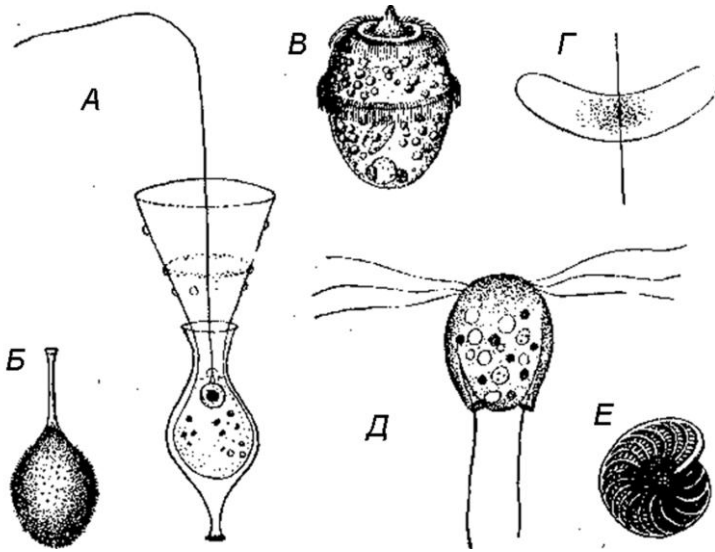


Рис. 4. Моноксонно-гетерополярные и двусторонне-симметричные простейшие:

*A* – *Salpingoeca amphoroidea* (Craspedomonadina) в своем домике; *Б* – *Lagena hispida* (Foraminifera); *В* – *Didinium nasutum* (Ciliata-Holotricha); *Г* – гаметоцит *Plasmodium falciparum* (Haemosporidia), прямая линия обозначает ось симметрии 2-го порядка; *Д* – *Hexamitus inflatus* (Flagellata Polymastigina); *Е* – *Polystomella crispa* (Foraminifera) (из Doflein, кроме *Г*)

Моноксонные гетерополярные формы с осью симметрии 2-го порядка и 2 плоскостями симметрии часто обозначаются как *д в у л ч е в ы е*. Двулучевая симметрия широко распространена среди простейших; двулучевой формой обладают, например, споры громадного большинства, если не всех Мухоспоридия (подкласс Neosporidia), гаметоциты *Plasmodium falciparum* (рис. 4, *Г*).

Из моноксонной гетерополярной формы путем дальнейшей дифференцировки получается двусторонне-симметричная, или *б и л а т е р а л ь н а я*, форма, столь распространенная среди Metazoa.

Среди простейших она не так распространена, но все же встречается нередко. Примером ее могут служить многие из Protomonadina и Polymastigina (рис. 4, *Д*) и некоторые другие жгутиконосцы. Двусторонней симметрией обладают также раковины некоторых фораминифер, в особенности из сем. Nummulitidae (рис. 4, *Е*), а также радиолярии, в особенности из Phaeodaria и Nasselaria.

Билатеральные формы характеризуются тем, что единственным элементом симметрии в их теле является одна плоскость симметрии.

Возникает двусторонняя симметрия среди простейших самыми разнообразными способами, обычно из моноксонно-гетерополярной симметрии. Для примера рассмотрим один лишь случай.

Билатеральная радиолярия *Euphysetta* принадлежит к сем. Medusettidae (Phaeodaria), представители которого (см. рис. 3, *Е* и *Ж*) в большинстве обладают моноксонно-гетерополярной симметрией.

Колоколовидная раковинка *Medusetta* имеет на одном полюсе шип, на другом – отверстие, окруженное несколькими одинаковыми, радиально расположенными краевыми отростками, число которых определяет порядок оси симметрии: так,

*M. craspedota* имеет 4 отростка и, следовательно, ось симметрии 4-го порядка и 4 плоскости симметрии. Наряду с этим *Euphysetta staurocodon* имеет также 4 краевых отростка, но один из них резко отличается от других большей величиной, так что из исходных 4 плоскостей симметрии медузеттид сохраняется лишь 1 плоскость, проходящая через увеличенный отросток; мало того, и апикальный шип не лежит против рта, на продолжении бывшей главной оси, а сдвинут в плоскости двусторонней симметрии, в сторону, противоположную увеличенному краевому отростку. Таким образом, в этом примере двусторонняя симметрия возникает из 4-лучевой в силу двух процессов: дифференцировки одной из антимер (увеличение одного из краевых отростков) и искривления главной оси (сдвиг апикального шипа).

Если, как в данном случае, симметрия низшего порядка возникает из симметрии высшего порядка в силу дифференцировки антимер, известные следы прежней симметрии сохраняются. В теле *E. staurocodon* мы легко находим 4 обычные антимеры медузеттид, но только они уже не все равны между собой – одна из них резко выделяется, создавая двустороннюю симметрию. Однако возможность различать 3 остальные антимеры позволяет в данном случае говорить о наличии наряду с двусторонней симметрией еще и гетерономной 4-лучевой симметрии.

Вообще, под гетерономной лучевой симметрией, или гетерономной антимерией, я разумею такой случай лучевой симметрии, когда между антимерами, сходными между собой по основному плану строения, наблюдается дифференцировка, в силу которой они перестают быть полностью симметрически подобными друг другу. Со случаями такого рода мы неоднократно встретимся в дальнейшем.

Другой ряд развития формы тела простейших обусловлен наличием у очень многих из них чисто вращательной симметрии, выражающейся в присутствии одной оси симметрии, без плоскостей симметрии. Это тип строения распространен главным образом среди Flagellata и Ciliata и легко выводится у них из ставраксонного.

Возьмем для примера *Euglena* (рис. 5A). Благодаря веретенообразной форме тела и расположенному на одном из его концов жгуту эвглена с первого взгляда представляется ставраксонной, гетерополярной формой, с осью симметрии неопределенно большого порядка и таким же числом плоскостей симметрии (если отвлечься от не совсем полярного положения жгута, которое придает телу эвглены слегка билатеральную форму; таким образом, ставраксонная симметрия неопределенно большого порядка является здесь неполной симметрией, о чем см. ниже). Однако, всматриваясь, мы видим, что вдоль пелликулы эвглены проходит ряд тонких бороздок, которые идут не прямо, а каждая описывает винтовую линию, что при сокращениях тела влечет за собой общее его закручивание. Этот винтовой ход бороздок пелликулы несколько не нарушает вращательной симметрии животного. Если число их 30, поворот на  $\frac{1}{30}$  окружности приводит тело к совпадению со своим прежним положением и, таким образом, ось вращения 30-го порядка – налицо; но плоскостей симметрии больше нет, перед нами случай чисто вращательной симметрии.

Как мы видим на этом примере, порядок оси вращения зависит от числа элементов, расположенных по винтовым линиям вокруг главной оси и отмечающих собой винтовые антимеры такого животного. У эвгленид – это бороздки пеллику-

лы, у некоторых трихонимфид (*Hypermastigina*) – ряды жгутиков, у инфузорий – и мионемы, и ряды ресниц, и ряды мембранелл, и пр. Уменьшение числа винтовых антимер до одной ведет к превращению оси симметрии в ось 1-го порядка, что, по определению, равносильно ее исчезновению; а так как ось симметрии являлась здесь единственным элементом симметрии, с ее исчезновением исчезает и всякая симметрия. Таково строение большинства инфузорий – всех *Spirotricha* и *Peritricha* с их единственным, спирально или винтообразно закрученным рядом перистомальных мембранелл: все они являются, по существу, животными асимметричными. Правда, у форм с многократно повторяющимися ходами винтовой спирали, вроде *Caenomorpha* (*Spirotricha*) (рис. 6, *E*), можно признать наличие особой формы симметрии, сходной с метамерией, причем каждый оборот винта соответствует одной метамере (п о с т у п а т е л ь н о - в р а щ а т е л ь н а я, и л и в и н т о в а я, симметрия) (см. гл. VI, 1).

Однако можно ли говорить о полном отсутствии симметрии у *Vorticella* (*Peritricha*) (рис. 5, *Г*) и многих других инфузорий? Непосредственное созерцание сразу позволяет видеть, что это не так. Действительно, закройте глаза на перистом, и тело сувойки (*Vorticella*) тотчас же представится вам как колокольчик на стебельке, т. е. как ставраксонное, гетерополярное образование. Отсюда мы видим, что элементы симметрии охватывают тело животного неравномерно; дифференцировка некоторых систем органов, ведущая к ограничению симметрии в отношении этих систем органов, а следовательно, и тела в целом, может не препятствовать сохранению, хотя бы в известной мере, более совершенной симметрии в отношении других систем. У многих инфузорий ведущим в этом отношении аппаратом является перистом, у большинства принимающий спирально-асимметрическую форму, тогда как остальное тело может сохранять ту или иную степень первичной ставраксонности или билатеральности. Однако у других форм асимметрия все больше охватывает остальное тело, и, например, подотряд *Hypotricha* (отряд *Spirotricha*) представлен формами, имеющими лишь следы наиболее бедной из всех форм симметрии – двусторонней симметрии (рис. 5, *Д*). Таковую же диссимметрию, возникающую в результате интерференции двусторонней и винтовой симметрии, представляют и сложные панцири *Dinoflagellata* (рис. 5, *В*).

Таким образом, начав с полного или почти полного отсутствия симметрии у амёб, в конце рядов развития, у наиболее дифференцированных инфузорий, динофлагеллят и пр., мы опять приходим к почти полному отсутствию симметрии. Но между асимметрией амёб и инфузорий – огромное расстояние. У первых – асимметрия неопределенности; симметрия нарушается здесь тем, что в любой точке и в любое время возникают новые и непостоянные образования, а сложные формы, которые мы находим у отдельных особей в тот или иной момент времени, не представляют ни правильности, ни повторяемости; асимметрия амёб есть отсутствие определенности плана строения. Асимметрия *Hypotricha* или перидиней (*Dinoflagellata*), наоборот, – проявление сложнейшего плана, полной дифференцировки, при которой симметрическое повторение частей исключается их чрезвычайной специализацией и точным распределением их по определенным местам. Ввиду этого различия, вторичную асимметрию такого рода обозначают термином д и с с и м м е т р и я, т. е. нарушенная симметрия.

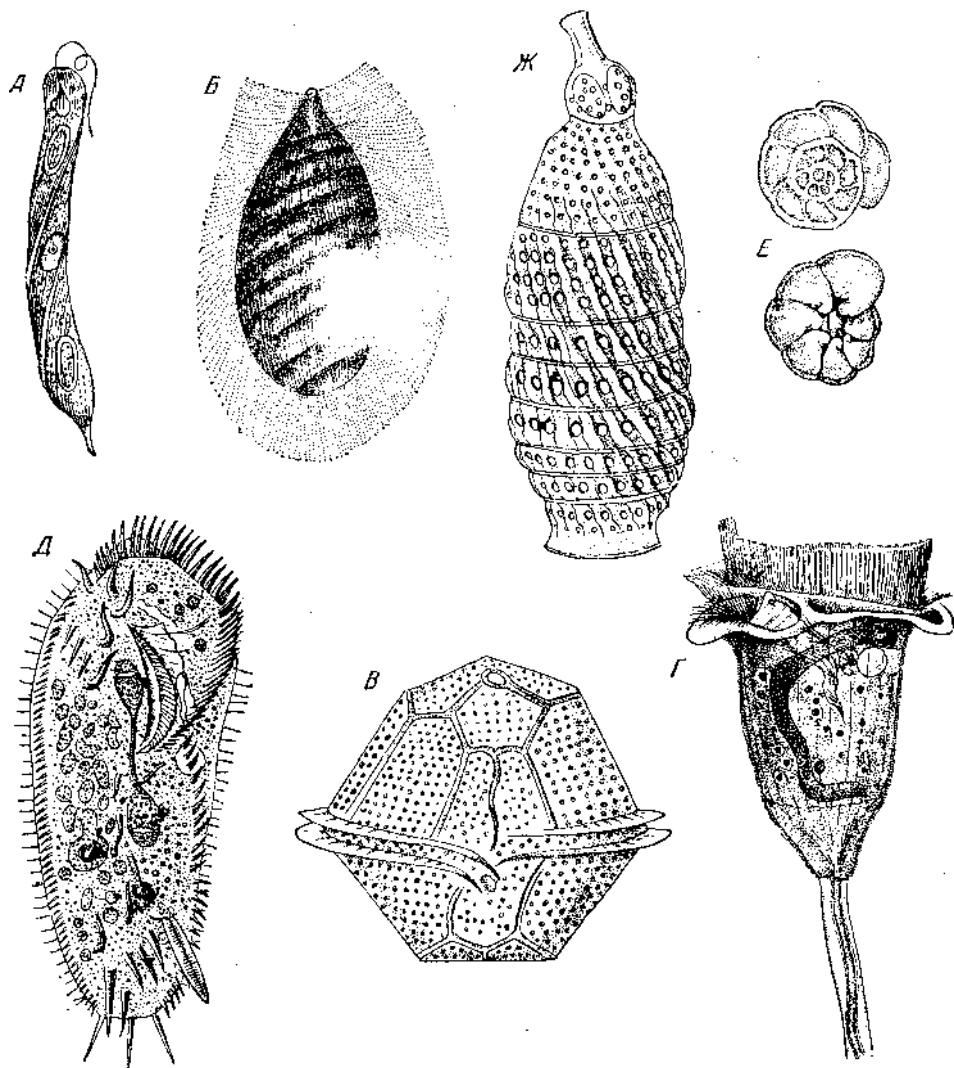


Рис. 5. Спирально построенные и асимметричные простейшие:

А – *Euglena oxyuris* (Euglenoidina); Б – *Spirotrichonympha* (Hypermastigina); В – *Goniodoma acuminata* (Dinoflagellata); Г – *Vorticella campanula* (Peritricha); Д – *Sitylonychia* (Hypotricha); Е – *Rotalia beccarii* (Foraminifera), раковина сверху и снизу (из Bumbler); Ж – *Spirocampa spiralis* (Radiolaria), панцирь (по Heckel)

### 3. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОСНОВНЫХ ТИПОВ СИММЕТРИИ ПРОСТЕЙШИХ

Теперь остановимся на экологическом и физиологическом значении основных типов симметрии простейших. Не подлежит сомнению, что каждый из них связан с определенным типом среды обитания и с определенным характером движения животного, хотя связь эта и не является вполне однозначной.

Так, все гомаксонные формы связаны со средой, однородной во всех трех измерениях, и с отсутствием активного поступательного движения со стороны самого животного. Таковы кокцидии, погруженные в протоплазму клетки хозяина,

особи *Collozoon* (Spumellaria), погруженные в колониальный студень, многие другие радиолярии, пассивно плавающие в толще воды солнечники и т. д. Характерно, что некоторые амёбы, переходя во взвешенное, планктическое состояние, также принимают форму *radiosa*. Гомаксонную форму приняла и раковина наиболее специализированной планктической корненожки *Orbulina* (Foraminifera). Исключений в лице полиаксонных форм, ведущих иной образ жизни, очень мало. К их числу относятся шарообразные колонии жгутиконосцев, вроде *Synura* (Clitysomonadina), правда, тоже планктические, но активно плавающие; в данном случае гомаксонная форма связана с отсутствием какого-либо предпочтительного направления при плавании. С другой стороны, многие чисто пассивные, вполне неподвижные организмы обладают гомаксонной формой, хотя и попадают в разнообразные условия среды; сюда относятся сферические споры и цисты многих простейших, приблизительно октаэдрические споры некоторых кокцидий и т. п. Ставраксонные, гомополярные простейшие также являются частью пассивно-планктическими формами (многие радиолярии), частью – пассивными (споры некоторых грегариин).

Монаксонно-гетерополярная форма возникает всякий раз, когда два конца животного подвергаются резко различным воздействиям со стороны среды и сами несут по отношению к ней различные функции. Прежде всего она возникает в том случае, если один конец тела прикрепляется к твердому субстрату, а другой свободен, как, например, у одиночных *Craspedomonadina* (s. *Choanoflagellata*, отряд *Protomonadina*; см. рис. 4, А). Далее, тот же тип симметрии встречается у свободноподвижных животных, у которых один из полюсов главной оси при движении направлен вперед, другой – назад. Сюда относится большинство взрослых грегариин, некоторые инфузории, многие *Flagellata* и пр. У большинства инфузорий и жгутиконосцев монаксонная симметрия является неполной благодаря присутствию в их теле тех или иных спирально расположенных органелл. Однако наряду с этим монаксонно-гетерополярная форма встречается, как мы видели, у многих пассивно-планктических радиолярий. В некоторых случаях гетерополярность радиолярий связана с присутствием в центральной капсуле нескольких капель жира, служащих поплавками, так что тело животного как бы висит на них, и скелет принимает парашютообразную форму (см. рис. 3, Е).

Громадное распространение закрученных винтом, вращательно-симметричных форм среди *Flagellata* и *Ciliata* связано со способом передвижения этих животных, которые, плавая в воде, непрерывно вращаются вокруг собственной продольной оси. Такую же винтовую симметрию некоторых *Radiolaria Nasselaria* (например, *Spirocampa spiralis*; рис. 5, Ж) связать со способом движения трудно, но здесь она и встречается исключительно редко.

Интересный анализ винтовой симметрии простейших в ее связи со способом движения был дан J.v. Gelei (1937). Гелей исходит из анализа поступательного движения инфузорий и жгутиконосцев. Плывущее вперед простейшее в то же время вращается вокруг оси, совпадающей с направлением его поступательного движения. Эта ось может совпадать или в той или иной мере не совпадать с морфологической осью животного.

При этом возможны три случая:

1) ось вращательного движения полностью совпадает с морфологической осью тела; в таком случае тело животного имеет правильную монаксонно-гетерополярную форму; сюда относятся радиально-симметричные инфузории, вроде *Didinium*, *Prorodon* (Holotricha) и т. п.;

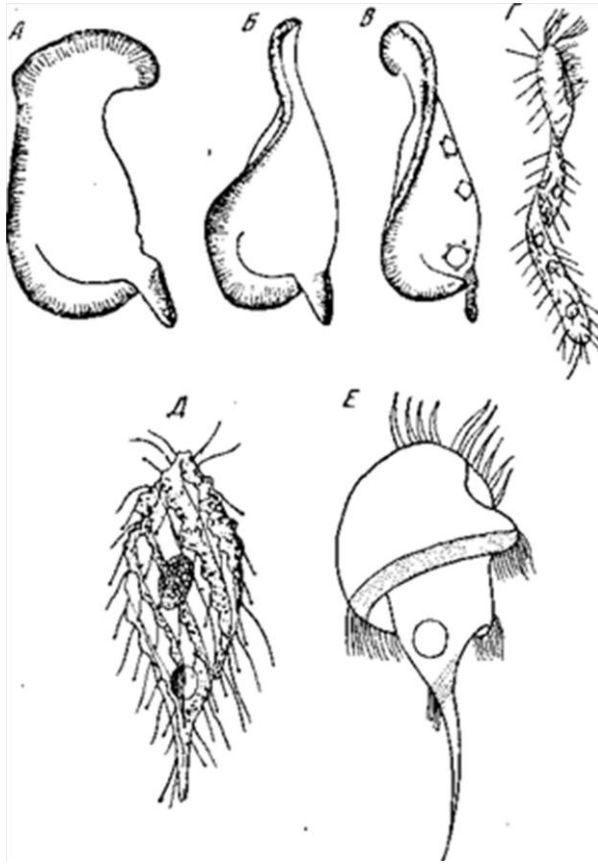


Рис. 6. Винтовая симметрия инфузорий:

*A* – *Bryophyllum caudatum*, особь, распластанная по субстрату в виде тонкой пластинки; *Б* и *В* – то же, плывущие особи, изогнутые пропеллерообразно; *Г* – *Cladotrichaholtzowii* с винтообразно закрученным телом; *Д* – *Dactylochlamys* с левозавитыми, постоянными направляющими киями; *Е* – *Caenomorpha* с такими же правозавитыми киями (по J.-V. Gelei)

2) ось вращательного движения не только не совпадает с морфологической осью тела, но всецело лежит вне этого последнего; при поступательном движении животное описывает вокруг основного направления движения винтовую линию; инфузории, плавающие этим способом, имеют сплюснутую форму, причем сторона, обращенная к оси вращения, обозначается обычно как «вентральная», а обращенная кнаружи – как «дорсальная»; и действительно при ползании по твердому субстрату «вентральная» сторона служит таковой, т. е. оказывается обращенной к субстрату, как мы это видим на примере *Stylonychia* и других Нуротриха (отряд Spirotricha). Правый и левый края тела, из которых один по отношению к вращательному движению является «передним», а другой «задним», также оказываются неодинаковыми, – в этом и заключается основная причина диссимметрии таких инфузорий, по Гелею;

3) наконец, если простейшее при плавании вращается вокруг оси, которая проходит через его тело, но не совпадает с морфологической осью животного, форма тела этого последнего также уклоняется от радиально-симметричной, и тем сильнее, чем дальше ось вращательного движения уклоняется от оси тела.

К этой промежуточной группе относится очень большое число инфузорий и жгутиконосцев.

Последствия винтового способа движения простейших сказываются в виде многообразных проявлений винтовой симметрии, а именно: 1) стойкая винтообразная форма тела, как, например, у *Caenomorpha* (Spirotricha); 2) винтообразное закручивание лентовидного или пластинчатого тела, возникающее лишь во время поступательного движения (*Bryophyllum*, *Cladotricha* из отряда Spirotricha); 3) винтовые ребра, служащие стабилизаторами движения [*Dactylochlamys* (Holotricha), *Caenomorpha*]; 4) на гладком теле расположенные по винтовым спиральям ряды ресниц и чувствительных волосков; чаще эти ряды идут в направлении, противоположном направлению вращения (диастатически), реже – в направлении вращения тела (ортостатически); 5) при правильном меридиональном (мезостатическом) расположении рядов ресниц иногда наблюдается распространение волн по ресничному полю в винтовом направлении. Меридиональное расположение ресниц обусловлено неустойчивым направлением вращения у одного и того же вида, одинаково частым вращением вправо и влево, при полярно расположенном рте; такой тип расположения ресниц встречается у радиально-симметричных инфузорий; 6) миофибрилы, опорные волокна, ряды трихоцист и прочие обычно также имеют винтовой ход; 7) ряды мембранелл перистомы обычно расположены диастатически; 8) пористом, рот, глотка, задний проход обычно расположены по отрезкам винтовой спирали, диастатической по отношению к направлению вращения животного, что обеспечивает наибольшие удобства захвата пищи при поступательном движении: благодаря этому рот всегда направлен против движения.

Двусторонняя симметрия главной массы Metazoa возникла в связи с активным поступательным движением (ползанием) по поверхности твердого субстрата, что ведет к дифференцировке спинной и брюшной сторон. Случаи подобного рода в чистом виде среди простейших встречаются очень редко. Сюда, может быть, относится двусторонняя симметрия жгутиконосцев, вроде *Bodo* (Protomonadina), *Giardia*, *Hexamitus* (Polymastigina) (см. рис. 4, Д) и т. п. Пример резко выраженной дорсовентральной дифференциации представляют и инфузории из подотряда Нуротрича, также способные к беганию и ползанию по поверхности субстрата. Однако двусторонняя симметрия у этих инфузорий выражена лишь весьма несовершенно, так как она искажена диссимметрией, связанной с вращательным движением при плавании.

Ползающие по поверхности субстрата корненожки (Foraminifera) большей частью не имеют двусторонне-симметричной формы (рис. 5, Е), что, несомненно, связано с крайней медленностью их передвижения. Действительно, экологический смысл двусторонне-симметричной формы заключается в равенстве сопротивления, оказываемого давлением среды на обе половины движущегося животного. При отсутствии такого равенства прямолинейное поступательное движение превратилось бы в круговое, однако лишь при значительной скорости движения, так как лишь при этих условиях сопротивление среды достигает ощутимых размеров. Поэтому-то крайне медленное ползание корненожек не стимулирует возникновения у них двусторонней симметрии. У тех корненожек, у которых наблю-



дается эта форма симметрии (например, Nummulitidae), раковина при ползании отнюдь не располагается симметрично к направлению движения, и возникновение двусторонней симметрии, очевидно, связано здесь с другими причинами. Дать экологическое толкование ее возникновения трудно. Так же трудно экологически истолковать правильную двустороннюю симметрию, встречающуюся у радиолярий (Challengeriidae, *Phaeoconcha* – отряд Phaeodaria и другие). Все подобные случаи лишь подтверждают высказанное выше положение о том, что зависимость между формой симметрии простейших, с одной стороны, средой обитания и способом движения – с другой, отнюдь не является однозначной и абсолютной.

Интересные соображения развивает Д.Д. Мордухай-Болтовской (1936), рассматривающий строение скелета радиолярий, в частности и его симметрию, с точки зрения механической прочности. Из его расчетов вытекает, что сложные и правильные формы скелета радиолярий обычно имеют определенный функциональный смысл, представляя решение различных задач на максимальную прочность.

ФЕДОРОВСКАЯ ПСЕВДОСИММЕТРИЯ КРИСТАЛЛОВ. ОБЗОР<sup>9</sup>

Описаны федоровская (т.е. совместимая с кристаллической решеткой) псевдосимметрия атомной структуры кристаллов, количественные методы ее оценки и влияние псевдосимметрических особенностей строения кристаллов на их физические свойства. Рассмотрено применение кристаллографических методов оценки псевдосимметричности для экологического мониторинга окружающей среды.

## ВВЕДЕНИЕ

Одной из основных проблем физики кристаллов является установление взаимосвязи химического состава и атомной структуры кристаллов с их физическими свойствами. Большие математические трудности аналитического и численного решения квантовомеханических уравнений, которыми описывается движение атомов и частиц в твердом теле, общеизвестны, и, по-видимому, нет надежды на строгое и полное решение этой проблемы в ближайшем будущем. В связи с невозможностью в настоящее время решения проблемы «атомная структура – физические свойства» в ее общей постановке, представляет интерес выявить некоторые общие для всех кристаллов факторы, связанные с их атомным строением и влияющие на физические свойства.

Под атомной структурой кристалла обычно понимают геометрическое расположение атомов в пространстве, т.е. геометрический аспект микростроения кристалла, а также параметры тепловых колебаний атомов. Такую информацию дает рентгеноструктурный анализ кристаллов. Важнейшей геометрической особенностью кристаллов является симметрия, и поэтому при поиске геометрических факторов, влияющих на физические свойства, наиболее естественно анализировать более тонкие симметрические особенности кристаллических структур. Одной из таких структурных особенностей, характерной для достаточно большого числа кристаллов, является псевдосимметрия.

Сегодня известно несколько типов симметрических особенностей атомных структур кристаллов, которые обычно называются *псевдосимметрическими* или *сверхсимметрическими* [1]. Общим для таких кристаллов является то, что значительная часть их атомной структуры инвариантна относительно изометрических операций, не содержащихся в пространственной или точечной группе симметрии кристалла. Имеется, например, довольно обширный класс кристаллов, которые содержат атомные фрагменты, инвариантные относительно некристаллографических операций симметрии [2]. Примерами таких структур являются молекулярные кристаллы со «сверхфедоровской» симметрией [3].

Ограничимся случаем, когда значительная часть структуры кристалла инвариантна относительно операций симметрии, совместимых с кристаллической решеткой. Такую псевдосимметрию назовем *федоровской*, подчеркивая этим именно кристаллографический (федоровский) характер повышения симметрии фрагментов кристаллической структуры. С федоровской псевдосимметрией часто встречаемся, например, при структурных фазовых переходах второго рода, когда

<sup>9</sup> Опубликовано: Кристаллография. 2006. Т. 51. № 5. С. 11–12.

кристалл переходит в диссимметричную фазу путем искажения части кристаллической структуры [4, 5]. При этом достаточно большая часть электронной плотности сохраняет симметрию высокосимметричной фазы, хотя в целом структура инвариантна относительно некоторой ее подгруппы.

Аналогичная ситуация характерна для многих неорганических кристаллов, структуру которых можно представить как усложнение классических плотнейших упаковок [6, 7]. Такие же псевдосимметрические особенности строения характерны и для многих твердых растворов, упорядочивающихся сплавов (сверхструктур) и т.д.

В настоящей работе излагаются основные представления о симметричных и кристаллохимических аспектах описания атомных структур кристаллов с федоровской псевдосимметрией, описываются методы ее количественной оценки, а также подходы, позволяющие использовать псевдосимметрические особенности кристаллов для описания их физических свойств.

## 1. КАК ВОЗНИКАЕТ ПСЕВДОСИММЕТРИЯ В КРИСТАЛЛАХ

Наиболее изученными псевдосимметричными кристаллами являются кристаллы с трансляционной псевдосимметрией, которые качественно были рассмотрены М. Бюргером [7, 8]. Он назвал их сверхструктурами и описал формулой *субструктура + дополнительная структура = сверхструктура*.

Сверхструктуры могут рассматриваться как частный случай производных структур [8, 9]. Производные структуры, а следовательно, и сверхструктуры по конкретному способу их образования можно условно разделить на сверхструктуры искажения и замещения. Замещенные структуры получаются, если набор атомов в базисной структуре заменить другим набором с близкими по рассеивающей способности атомами. При этом трансляционная псевдосимметрия получается за счет псевдосимметричных суперпозиций двух или нескольких правильных систем точек (ПСТ) более тяжелых атомов.

Пусть атомная структура кристалла в целом инвариантна относительно пространственной группы  $G$ , а значительная ее часть – относительно некоторой надгруппы  $T \supset G$ . В этом случае можно разложить  $T$  по подгруппе  $G$  на левые или правые смежные классы:

$$T = e\{G\} \cup t_2\{G\} \cup t_3\{G\} \cup \dots \cup t_n\{G\}. \quad (1)$$

Число смежных классов равно индексу подгруппы  $G$  в  $T$ , представители смежных классов определяют операции, относительно которых инвариантен высокосимметричный фрагмент кристаллической структуры.

Группа  $T$  может представлять собой как пространственную (федоровскую) группу, так и некоторую группу обобщенной симметрии. В частности, группа  $T$  может являться группой гиперсимметрии, которые применялись П.М. Зорким с соавторами для описания дополнительной симметрии в некоторых классах молекулярных кристаллов [10].

Для структур с федоровской псевдосимметрией группа  $T$  является кристаллографической пространственной (федоровской) группой. Если множество представителей смежных классов содержит чистые трансляции, то псевдосимметрия обычно называется трансляционной. Различают различного рода поворотную псевдосимметрию, псевдоинверсию и т.д.

Повышение симметрии атомных фрагментов может происходить в основном за счет следующих возможностей:

- один или несколько более тяжелых атомов располагается по особым нехарактеристическим правильным системам точек (орбитам) в кристаллическом пространстве;

- суперпозиция нескольких правильных систем точек, занимаемых атомами, имеет симметрию более высокую, чем породившая их группа;

- параметры элементарной ячейки имеют специальные для данной сингонии значения (псевдосимметрия решетки);

- имеются вариации заселенностей кристаллографических позиций атомами.

Нехарактеристические правильные системы точек (орбиты) пространственных групп симметрии были описаны в [11–16]. В [13] приводятся таблицы нехарактеристических правильных систем точек для трехмерных пространственных групп. Алгоритм нахождения псевдосимметричных суперпозиций правильных систем точек пространственных групп приведен в [17].

Необходимым условием повышения симметрии некоторой правильной системы объектов является наличие у них собственной симметрии. Любые правильные системы асимметричных геометрических тел имеют симметрию породившей их группы [16]. С другой стороны, среди пространственных групп есть такие ( $P2$ ,  $Pmm2$  и др.), любая правильная система точек которых имеет симметрию более высокую, чем породившая эту ПСТ группа. Впервые на это обстоятельство обратил внимание А.В. Шубников [18].

Представим операции симметрии пространственной группы в виде операторов

$$\{\varphi|\tau(\varphi)\}, \quad (2)$$

где  $\varphi$  – операция обобщенного поворота,  $\tau(\varphi)$  – трансляционная компонента данной операции [14]. Условием того, что любая правильная система точек группы имеет более высокую симметрию, является наличие у всех матриц  $\varphi$  общих ненулевых собственных векторов, отвечающих собственному значению  $+1$ , а также отсутствие векторов  $\tau(\varphi)$ , меньших половины элементарных трансляций [15]. В трехмерном пространстве существуют 53 пространственные группы, любая ПСТ которых имеет симметрию более высокую, чем породившая ее группа. Список 48 локально-центросимметричных пространственных групп, любая ПСТ которых центросимметрична, приведен в [19].

Наличие групп, любая ПСТ которых описывается некоторой надгруппой  $T$ , позволяет сделать вывод, что число различных по симметрии (симметрично-неэквивалентных) ПСТ меньше, чем число взаимно неизоморфных пространственных групп в пространстве данной размерности. Так, в двумерном евклидовом пространстве существует 13 симметрично-неэквивалентных ПСТ, в трехмерном – 177, в четырехмерном – 3795 [15].

Вопрос о физических причинах возникновения псевдосимметрии остается открытым. Из общих соображений можно лишь связать возникновение псевдосимметрических особенностей, с одной стороны, с усложнением кристаллической структуры при росте числа атомов и с увеличением объема элементарной ячейки, с другой – с понижением устойчивости структуры при увеличении параметров элементарной ячейки. При этом происходит дополнительное упорядочение части структуры [20].

## 2. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ОЦЕНКИ ПСЕВДОСИММЕТРИИ

Методы количественной оценки псевдосимметричности можно условно разделить на две группы. В первой атомная структура представляется как множество точек-атомов, во второй кристалл описывается некоторыми функциями: электронной плотностью, потенциалом и т.д.

В простейшем случае для точечных моделей атомной структуры мерой псевдосимметрии может быть отклонение отдельных точек-атомов от наиболее симметричных позиций, как это используется, например, в [21–24]. Этот метод *атомного смещения* характеризуется авторами как геометрический подход, основанный на представлении атомов точечными объектами, чье возможное смещение ограничено связями группа–подгруппа и согласовано с правилами кратности позиций правильной системы точек.

Поиск псевдосимметрии структуры в этом подходе проводится прямым путем так, что возможная надгруппа разлагается по смежным классам пространственной группы структуры. На каждый атом кристаллической структуры действуют всеми нетривиальными операциями – представителями смежных классов в разложении (1). В результате описанной процедуры возникает  $n - 1$  гипотетических структурных единиц. Авторы считают структуру псевдосимметричной относительно заданной надгруппы, если для каждого атома элементарной ячейки и каждого представителя смежных классов (1) возможно найти соответствующий атом того же химического элемента в преобразованной структуре. При этом расстояния между атомами в каждой паре не должны превышать предварительно выбранной величины, который авторы называют *фактором толерантности*. Алгоритм, основанный на методе атомных смещений, был реализован в компьютерной программе PSEUDO. Она является частью Кристаллографического сервера Бильбао [25].

В [26–29] для молекулярных кристаллов в качестве меры сверхсимметрии были предложены средние и максимальные расхождения в координатах атомов двух молекул, связанных сверхсимметрией.

В [30] предлагается мера сходства кристаллических структур. В качестве такой меры используется величина

$$\left[ 1 + \frac{1}{n_i} \sum_{i,j=1}^n w_i (r_i - f(r_j))^2 \right]^{-1}. \quad (3)$$

Здесь  $r_i$  и  $r_j$  – радиусы-векторы пары сопоставляемых атомов, взятые из общего начала координат;  $n_i$  – число таких пар;  $w_i$  – весовой множитель, позволяющий изменять вклады разных сортов атомов;  $f$  – функция, характеризующая возможную заданную деформацию, например растяжение или сжатие сопоставляемой структуры.

В [31] получены формулы для расчета степени диссимметричности простых форм кристаллов. Введенные меры диссимметрии лежат в основе минералогического подхода к анализу морфологии реальных кристаллических тел. В [32] приводятся уравнения диссимметрии подобия, дисмологии, аффинной диссимметрии. Там же вводится формула определения изометричности.

Рассмотрим теперь методы оценки степени псевдосимметричности, основанные на представлении кристалла в качестве некоторой трансляционно инвариантной функции. Количественно псевдосимметрию конкретного кристалла можно охарактеризовать величиной степени инвариантности относительно заданных

операций симметрии или относительно заданной надгруппы группы симметрии конкретной функции, которая рассматривается в данной модели кристалла.

Рассмотрим некоторую функцию, которая в данной модели описывает кристалл, например электронную плотность  $\rho(x)$ , инвариантную относительно пространственной группы симметрии  $G$ . Пусть  $t$  – некоторая изометрическая операция, которая отсутствует в групповом множестве  $G$ , но содержится в групповом множестве некоторой надгруппы  $T \supset G$ . Степенью инвариантности (степенью псевдосимметричности) функции  $\rho(x)$  относительно операции  $t$  может быть некоторый непрерывный функционал, определенный на функциях рассматриваемого типа, инвариантный относительно операции подобия и достигающий экстремального значения по абсолютной величине для полностью инвариантных относительно  $t$  функций. Такими свойствами обладает, например, функционал [33]:

$$\eta_t[\rho(x)] = \frac{\int_V \rho(x)\rho(tx)dV}{\int_V \rho^2(x)dV}, \quad (4)$$

где  $x$  – вектор и интегрирование ведется по объему элементарной ячейки кристалла  $V$ . Величина  $\eta_t[\rho(x)] = 1$ , если  $\rho(x)$  полностью инвариантна относительно операции  $t$ . Если  $\eta_t[\rho(x)] = 0$ , то считаем, что  $\rho(x)$  полностью асимметрична относительно данного преобразования.

Расчет величины  $\eta_t[\rho(x)]$  для трехмерно периодических функций удобно проводить в обратном пространстве. Представляя операцию симметрии  $t \in T$  в операторном виде (2), раскладывая функцию  $\rho(x)$  в ряд Фурье и подставляя в выражение (4), получаем

$$\eta_t[\rho(x)] = \frac{\sum_H F(H)F(-\phi H)\exp[2\pi i(H\tau)]}{\sum_H |F(H)|^2}. \quad (5)$$

Здесь  $F(H)$  – структурная амплитуда,  $H$  – вектор обратной решетки. В частности, для степени центросимметричности получаем

$$\eta_t[\rho(x)] = \frac{\sum_H F^2(H)\exp[2\pi i(H\tau)]}{\sum_H |F(H)|^2}. \quad (6)$$

Выражение для степени инвариантности относительно переноса  $a$  имеет вид

$$\eta_a[\rho(x)] = \frac{\sum_H |F(H)|^2 \cos 2\pi(Ha)}{\sum_H |F(H)|^2}. \quad (7)$$

Нетрудно видеть, что степень инвариантности электронной плотности относительно переноса выражается через отношение патерсоновских пиков: на конце вектора переноса и начального пика.

Во многих задачах физики твердого тела наряду с распределением электронной плотности необходимо знать электрический потенциал. Записывая уравнение Пуассона

$$\Delta\varphi(x) = -4\pi\varphi(x)$$

и подставляя разложение функции электронной плотности в ряд Фурье, получаем степень инвариантности электрического потенциала относительно операции  $t$

$$\eta_t[\varphi(x)] = \frac{\sum_H \left[ \frac{F(H)F(-\varphi H)}{(h^2 + k^2 + l^2)^2} \exp[2\pi i(H\tau)] \right]}{\sum_H \frac{|F(H)|^2}{(h^2 + k^2 + l^2)^2}}. \quad (8)$$

Из общих соотношений между электронной плотностью и электрическим потенциалом следует, что  $\eta_t[\varphi(x)] \geq \eta_t[\rho(x)]$  для любых изометрических преобразований.

Таким образом, для одного и того же кристалла величина псевдосимметрии может отличаться для разных физических моделей и характеристик. В связи с этим пригодность той или иной оценки определяется конкретной физической или кристаллохимической задачей и моделью.

### 3. ПСЕВДОСИММЕТРИЧНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ ТИПЫ

Будем называть структурный тип псевдосимметричным, если при некоторых соотношениях атомных номеров и значениях координат атомов, характерных для данного структурного типа, структура полностью инвариантна относительно надгруппы  $T \supset G$ .

Каждому псевдосимметричному структурному типу в общем случае можно поставить в соответствие  $M$  надгрупп  $T_1, T_2, \dots, T_M$ , относительно которых инвариантна часть электронной плотности всех кристаллических структур. Тогда каждую структуру можно охарактеризовать  $n$  числами  $\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_n$  ( $n \geq M$ ) – степенями инвариантности структуры относительно соответствующих изометрических операций, и изобразить точкой на  $n$ -мерной диаграмме, по осям которой отложены числа  $\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_n$  (на  $\eta$ -диаграмме). Сечения  $\eta$ -диаграммы позволяют упорядочить кристаллические структуры, относящиеся к данному псевдосимметричному структурному типу, по величинам  $\eta_1, \eta_2, \dots, \eta_n$  и провести сопоставление с физическими свойствами кристаллов [34].

Для структурных типов с атомами в беспараметрических частных положениях степень инвариантности относительно группы  $T$  определяется соотношением порядковых номеров атомов структуры. В структурных типах, атомы которых расположены по общим или частным ПСТ со степенями свободы, повышение симметрии наряду с соотношением атомных номеров определяется также небольшими смещениями атомов каждой конкретной структуры из высокосимметричных (специальных) позиций.

В качестве примера рассмотрим структурный тип сфалерита.

Кристаллические структуры этого типа описываются пространственной группой  $F\bar{4}3m$  и содержат два независимых атома в элементарной ячейке с атомными номерами  $Z_1$  и  $Z_2$  в беспараметрических частных положениях 4(a) и 4(b). Каждая из этих ПСТ инвариантна относительно центросимметричной группы  $Fm\bar{3}m$ , а их совокупность – относительно центросимметричной группы  $Fd\bar{3}m$ . Группа  $F\bar{4}3m$

содержится в  $Fm\bar{3}m$  и  $Fd\bar{3}m$  в качестве подгруппы индекса 2, следовательно, для характеристики псевдосимметричных кристаллов типа сфалерита достаточно рассчитать степень инвариантности относительно одной из операций, принадлежащих нетривиальному смежному классу разложения группы  $Fm\bar{3}m$  по  $F\bar{4}3m$  и группы  $Fd\bar{3}m$  по  $F\bar{4}3m$ . В качестве таких операций можно взять, например, степень центросимметричности относительно точки  $(0, 0, 0)$  в первом случае и относительно точки  $(1/8, 1/8, 1/8)$  во втором. При  $Z_1 = 0$  (или  $Z_2 = 0$ ) степень центросимметричности относительно точки  $(0, 0, 0)$  равна 1 и данный структурный тип переходит в структурный тип меди. Если  $Z_1 = Z_2$ , то степень центросимметричности относительно точки  $(1/8, 1/8, 1/8)$  равна 1 и структура переходит в структурный тип алмаза. Это иллюстрируется соответствующей  $\eta$ -диаграммой (рис. 1), на которой показаны 18 кристаллических структур, относящихся к структурному типу сфалерита.

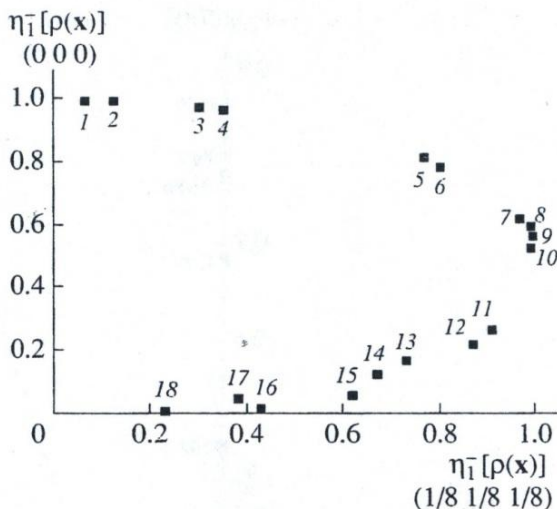


Рис. 1.  $\eta$ -диаграмма структурного типа сфалерита: 1 – BeTe, 2 – BeSe, 3 – AlSb, 4 – BeS, 5 – CuI, 6 – ZnTe, 7 – CuBr, 8 – AlP, 9 – AgI, 10 – ZnSe, 11 – CdSe, 12 – HgTe, 13 – CuCl, 14 – ZnS, 15 – HgSe, 16 – CdS, 17 – CuF, 18 – HgS

Из  $\eta$ -диаграммы видно, что наименее псевдосимметричными из приведенных кристаллов являются HgS и CuF. Большой степенью инвариантности относительно инверсии в точке  $(0, 0, 0)$  и, следовательно, симметрической близостью к структурному типу меди обладают кристаллы BeTe и BeSe. Четыре кристалла с близкими значениями степени инвариантности относительно инверсии в точке  $(1/8, 1/8, 1/8)$  симметрически близки к структурному типу алмаза. Это кристаллы CuBr, AlP, AgI и ZnSe. При этом, наряду с близким к единице значением степени центросимметричности относительно точки  $(1/8, 1/8, 1/8)$ , эти кристаллы характеризуются степенью инвариантности относительно точки  $(0, 0, 0)$  близкой к 0.50(2). Отсюда непосредственно следует, что структура алмаза как предельный случай структурного типа сфалерита также псевдосимметрична и характеризуется степенью инвариантности относительно инверсии в точке  $(0, 0, 0)$ , равной 0.50(2).



#### 4. КОГДА КРИСТАЛЛ МОЖНО СЧИТАТЬ ПСЕВДОСИММЕТРИЧНЫМ

Методологически важным представляется вопрос о том, какие кристаллические структуры можно считать псевдосимметричными. Этот вопрос не может решаться произвольным установлением некоторой граничной величины степени инвариантности или в рамках чисто геометрического подхода. Необходим внегеометрический критерий, который может быть сформулирован, например, с учетом влияния псевдосимметрических особенностей структуры на физические свойства. Поясним это на следующем примере.

В рентгеноструктурном анализе хорошо известно, что характерной особенностью дифракционной картины от атомных структур с сильной трансляционной псевдосимметрией является чередование в определенной последовательности сильных и слабых дифракционных максимумов.

Пусть в некотором направлении значительная часть электронной плотности инвариантна относительно переноса  $a = T/n$ , где  $T$  – трансляция решетки в данном направлении,  $n$  – целое. Тогда для соответствующего направления в обратном пространстве каждый  $kn$ -й дифракционный максимум будет интенсивнее, чем предыдущие ( $kn - i$ ) ( $k$  – целое,  $i = 1, \dots, n - 1$ ). Такой характер дифракционного спектра можно принять за физический критерий того, что кристалл обладает трансляционной псевдосимметрией или, другими словами, является дифракционной сверхрешеткой в направлении  $T$  с дополнительным периодом  $T/n$ .

Для того чтобы дифракционный спектр соответствовал вышеописанному, степень инвариантности электронной плотности  $\eta_a[\rho(x)]$  относительно переноса  $a$  должна быть больше некоторого значения  $\eta_a^*$ .

Рассмотрим псевдосимметричный структурный тип, для которого характерна трансляционная псевдосимметрия относительно переноса  $a$ . Все структуры, принадлежащие данному структурному типу, можно упорядоченно расположить на  $\eta$ -диаграмме. Тогда величина  $\eta_a^*$  разделит все множество структур этого структурного типа на два подмножества в соответствии с физическими проявлениями псевдосимметрии.

В качестве примера рассмотрим структурный тип арсенида никеля – пирротина, который описывается пр. гр.  $P6_3/mmc$  [14]. Анионы образуют двухслойную гексагональную упаковку, в которой все октаэдрические пустоты заполнены катионами. Положения анионов описываются двукратной беспараметрической ПСТ 2(c), катионов – беспараметрической ПСТ 2(a).

Пространственная группа  $P6_3/mmc$  принадлежит голоэдрическому классу  $6/mmm$ , который не является подгруппой какой-либо точечной кристаллографической группы. Следовательно,  $P6_3/mmc$  может быть подгруппой пространственной группы  $T$ , принадлежащей тому же голоэдрическому классу с укороченными трансляциями, т.е. для данного структурного типа псевдосимметрия может быть только трансляционной. Действительно, правильная система точек 2(a) характеризуется дополнительной трансляцией  $c/2$ , и все структуры этого типа обладают трансляционной псевдосимметрией.  $\eta$ -диаграмма этого структурного типа приведена на рис. 2.

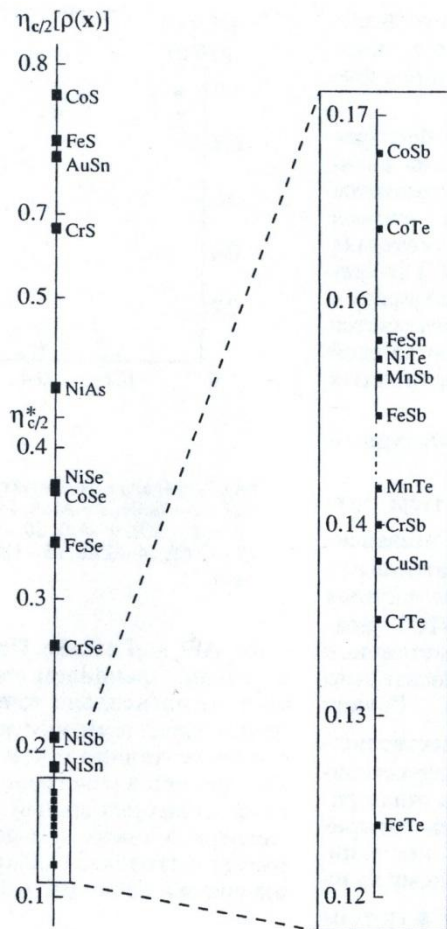


Рис. 2.  $\eta$ -диаграмма структурного типа арсенида никеля – пирротина

Расчеты, выполненные для структур, принадлежащих рассматриваемому структурному типу, показали, что структурный критерий дифракционной сверхрешетки  $\eta_{c/2}^* = 0.44(6)$ . Это означает, что все структуры, принадлежащие структурному типу арсенида никеля – пирротина, являются дифракционными сверхрешетками, если их степень инвариантности относительно дополнительной трансляции  $c/2$  будет больше  $0.44(6)$ .

Из диаграммы видно, что большинство структур, относящихся к структурному типу арсенида никеля – пирротина, обладают сравнительно низким значением степени инвариантности относительно дополнительной трансляции  $c/2$ , т.е. не имеют ярко выраженных свойств псевдосимметричности. Напротив, у пяти структур: NiAs, CrS, AuSn, FeS и CoS –  $\eta_{c/2}[\rho(x)] > \eta_{c/2}^*$ , т.е. наиболее значительная часть электронной плотности инвариантна относительно переноса на  $c/2$ , что позволяет считать перечисленные кристаллы дифракционными сверхрешетками [35].

В табл. 1 приведены значения  $\eta^*$  некоторых структурных типов, для которых характерна трансляционная псевдосимметрия.

Таблица 1

Значения  $\eta^*$  для некоторых структурных типов с трансляционной псевдосимметрией

Структурный тип	$\eta^*$	Псевдотрансляции
NaCl	0.43(1)	$a/2$
NiAs	0.44(6)	$c/2$
CsCl	0.46(22)	$(a + b + c)/2$
Халькопирит $A^1B^3C_2^6$	0.37(4)	$c/2$
Халькопирит $A^2B^4C_2^5$	0.41(10)	$c/2$
Перовскит	0.38(17)	$(a + b + c)/2$
Пирит	0.59(8)	$(a + b)/2$
Марказит	0.51(23)	$(a + b + c)/2$
Шпинель	0.41(6)	$a/2$

Пусть некоторый структурный тип описывается локально-центросимметричной пространственной группой. Для структурных типов с  $n$  независимыми атомами характерно наличие  $n$  несовпадающих центров инверсии, относительно которых инвариантны соответствующие ПСТ.

Таким образом, каждый структурный тип, описываемый локально-центросимметричной пространственной группой, является псевдосимметричным. В предположении неперекрывающихся электронных плотностей отдельных атомов степень центросимметричности структуры относительно центра инверсии  $i$ -й ПСТ равна

$$\eta_{\bar{1}(i)} = \frac{\mu_i z_i^2}{\sum_{k=1}^n \mu_k z_k^2}, \quad (9)$$

где  $z_i = \int_V \rho_i(x) dV$ ,  $\rho_i(x)$  и  $\mu_i$  – электронная плотность атомов и кратность  $i$ -й ПСТ.

## 5. ПСЕВДОСИММЕТРИЯ И ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КРИСТАЛЛОВ

В основе применения псевдосимметрии для описания физических свойств кристаллов лежит то обстоятельство, что, являясь следствием атомного строения конкретного кристалла или класса кристаллов, псевдосимметрические особенности проявляются как симметрические, что позволяет использовать аппарат теории групп. Заметим, однако, что геометрические характеристики атомных структур, в частности симметрия и псевдосимметрия, как правило, определяют лишь необходимые условия наличия тех или иных свойств данного кристалла. Поэтому успех геометрических методов в физике возможен лишь при их совместном использовании с физическими представлениями и методами [36].

Рассмотрим хорошо известную в физике задачу – движение электрона в одномерном периодическом потенциале, которую обычно называют моделью Крони-

га–Пенни. Зададим одномерную функцию электрического потенциала в виде двух прямоугольных барьеров высоты  $U_1$  и  $U_2$  и одинаковой ширины. Каждая такая пара повторяется с периодом  $T = 2t$  (рис. 3). Нетрудно видеть, что такая система псевдосимметрична относительно трансляции  $t$ .

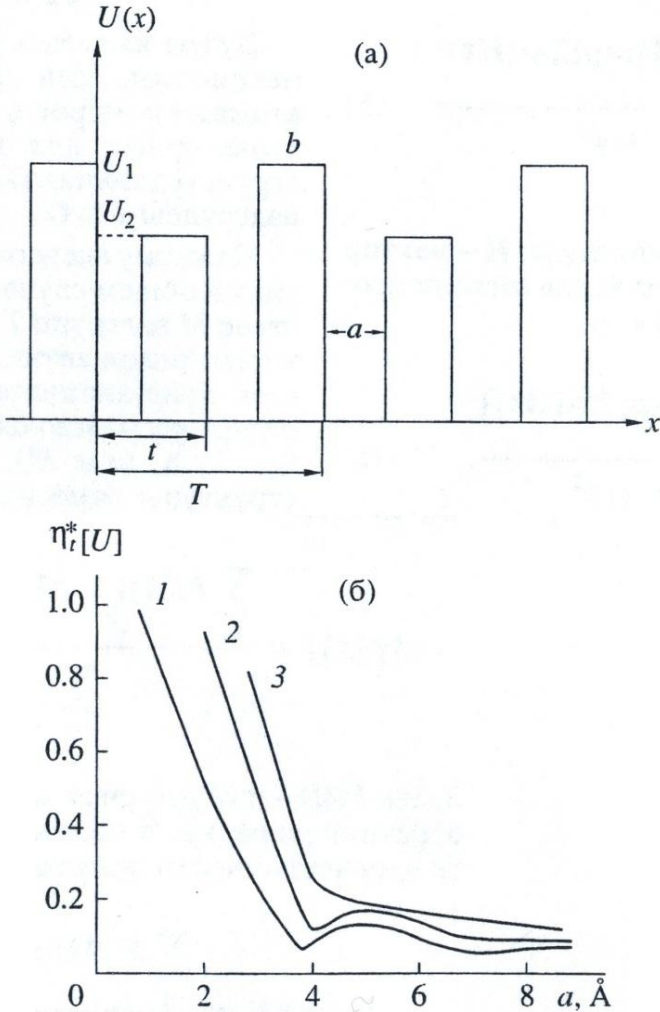


Рис. 3. Одномерный потенциал с трансляционной псевдосимметрией (а) и графики зависимости  $\eta_t^*[U]$  от расстояния  $a$  между барьерами для различных значений ширины потенциальных барьеров  $b$  в одномерной модели Кронига–Пенни (б): 1 –  $b = 1 \text{ \AA}$ , 2 –  $b = 2 \text{ \AA}$ , 3 –  $b = 3 \text{ \AA}$

Известно, что при некоторых условиях энергетический спектр электрона в таком потенциале имеет вид чередующихся широких и узких энергетических зон. Найдем минимальную величину трансляционной псевдосимметрии потенциала  $\eta_t^*$ , начиная с которой спектр электрона имеет такую особенность.

Степень инвариантности потенциала  $\eta_t[U(x)]$  относительно переноса  $t$  в данном случае может быть вычислена по формуле

$$\eta_t[U(x)] = \frac{U_1 U_2}{U_1^2 + U_2^2}. \quad (10)$$

Расчеты показали, что характерное для дифракционных сверхрешеток чередование размеров энергетических зон наблюдается при значении  $\eta_t[U(x)]$ , большем 0.40(2), т.е.  $\eta_t^* = 0.40(2)$ .

На рис. 3б приведены графики зависимости  $\eta_t^*$  от расстояния между барьерами для различных значений ширины потенциальных барьеров. Такие графики могут служить номограммой, с помощью которой определяется величина  $\eta_t^*$  для одномерных дифракционных сверхрешеток в модели Кронига–Пенни, характеризующихся разными значениями  $a$  и  $b$ .

Рассмотрим влияние псевдосимметрических особенностей атомной структуры кристаллов пирозлектриков на величины их пирозлектрических коэффициентов [37]. Как известно, пирозлектриком называется кристалл, обладающий отличным от нуля вектором спонтанной поляризации  $\mathbf{P}$ , который изменяется с температурой [38]. В линейном приближении изменение компонент вектора поляризации  $\Delta P_i$  можно записать в виде

$$\Delta P_i = \gamma_i \Delta T, \quad (11)$$

где  $\gamma_i = \left( \frac{dP_i}{dT} \right)_{T=T_0}$  – компоненты вектора пироккоэффициентов.

Пусть кристалл-пирозлектрик с пространственной группой  $G$ , принадлежащей одному из классов  $C_n$  или  $C_{nv}$ , содержит в элементарной ячейке  $k$  симметрично связанных молекул. Предположим, что собственная симметрия молекул описывается точечными группами  $R$ , изоморфными  $C_n$  или  $C_{nv}$ . В этом случае вектор дипольного момента элементарной ячейки параллелен полярной оси (оси симметрии) кристалла и равен по модулю

$$d = k\mu \cos\theta, \quad (12)$$

где  $\theta$  – угол между полярной осью кристалла и осью симметрии молекул,  $\mu$  – модуль вектора дипольного момента молекулы, который параллелен ее оси симметрии. Единственная ненулевая компонента  $\gamma_3$  вектора пироккоэффициентов может быть записана в виде

$$\begin{aligned} \gamma_3 = & (1/V)k \cos\theta (\partial\mu/\partial T)_{V,\theta} - \\ & - (1/V)k\mu \sin\theta (\partial\theta/\partial T)_{V,\mu} - \\ & - (1/V^2)k\mu \cos\theta (\partial V/\partial T)_{\mu,\theta}. \end{aligned} \quad (13)$$

Пренебрегая изменением модуля дипольного момента молекул с температурой, получаем

$$|\gamma_3| = (1/V)k\mu \sin\theta (\partial\theta/\partial T)_{V,\mu} + P\alpha^{\mu,\theta}, \quad (14)$$

где  $\alpha^{\mu,\theta}$  – коэффициент тепловой деформации при постоянных  $\mu$  и  $\theta$ . Если  $\theta = 0$ , то в пирозэффект дает вклад лишь изменение дипольного момента элементарной

ячейки за счет тепловой деформации кристалла (изменения объема элементарной ячейки), при  $\theta = 90^\circ$  вклад «истинной» части пироэффекта максимален.

Значение  $|\gamma_3|$  максимально в том случае, если оба слагаемых в (14) имеют одинаковые знаки. В этом случае максимальное значение  $|\gamma_3|$  достигается при  $\theta = 90^\circ$ . Это соответствует перпендикулярности оси симметрии молекул и оси симметрии кристалла. Физически это означает, что изменение проекции на ось  $z$  вектора поляризации при малом изменении его ориентации максимально, если вектор перпендикулярен оси  $z$ , и минимально, если параллелен.

Построим одномерную проекцию электронной плотности на полярную ось кристалла (ось  $z$ ):

$$\rho_1(z) = \int_0^1 \int_0^1 \rho(x, y, z) dx dy. \quad (15)$$

Инвариантность каждой молекулы кристалла относительно оси симметрии, перпендикулярной полярной оси кристалла, означает, что функция  $\rho_1(z)$  инвариантна относительно одномерной пространственной группы  $G^1$ . При этом оси симметрии групп  $R$  собственной симметрии молекул при проецировании на ось  $z$  будут отображаться в центры инверсии группы  $G^1$ . Таким образом, максимальное значение пирокоэффициента для описываемых кристаллов наиболее вероятно в том случае, если значительная часть одномерной проекции электронной плотности кристалла центросимметрична. На рис. 4 приведена диаграмма распределения кристаллов с известными значениями пирокоэффициентов по величине центросимметричности их функции  $\rho_1(z)$ . Из диаграммы видно, что наибольшее число экспериментально исследованных пироэлектриков характеризуется сильной псевдосимметрией функции  $\rho_1(z)$ .

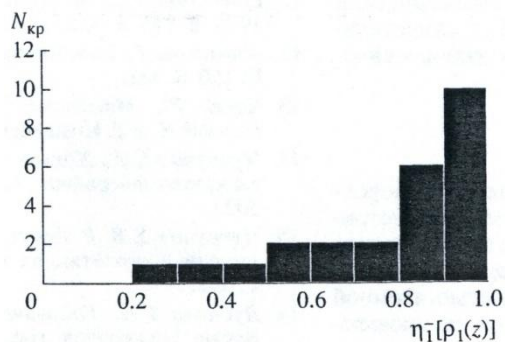


Рис. 4. Распределения числа кристаллов  $N_{кр}$  с известными значениями пирокоэффициентов по величине центросимметричности их функции  $\rho_1(z)$

На основе вышеизложенного можно предложить способ прогнозирования кристаллов, проявляющих пироэлектрические свойства. Такие кристаллы, помимо принадлежности к одной из полярных групп, должны иметь высокую псевдосимметрию функции  $\rho_1(z)$  относительно инверсии. Анализ кристаллических струк-

тур с точечной симметрией  $C_n$  и  $C_{nv}$ , приведенных в Кембриджском банке данных 2004 года, показал распределение кристаллов по псевдосимметричности функции  $\rho_1(z)$ , приведенное на рис. 5. Доля кристаллов, для которых  $\eta_{\bar{1}}[\rho_1(z)] > 0.8$ , составляет приблизительно 0.07.

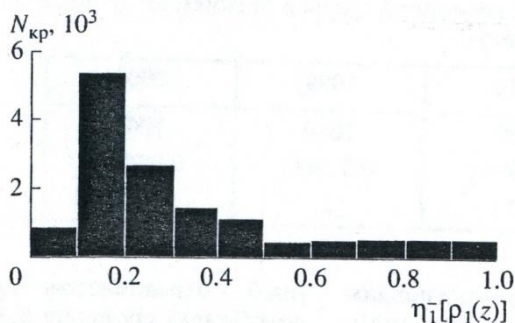


Рис. 5. Распределение кристаллов с группами симметрии из классов  $C_n$  и  $C_{nv}$  по величине  $\eta_{\bar{1}}[\rho_1(z)]$  (по данным Кембриджского банка данных кристаллических структур 2004 г.)

Понятие псевдосимметрии и количественные оценки степени инвариантности атомных структур успешно применяются при описании фазовых переходов второго рода в кристаллах. Основу феноменологической теории фазовых переходов второго рода составляет утверждение о том, что низкосимметричная фаза может быть представлена как искаженная симметричная фаза [4, 5].

Искажения высокосимметричной фазы характеризуются скалярной, векторной или тензорной величиной, которая непрерывно изменяется в процессе фазового перехода. Эта величина, называемая параметром порядка, характеризует также изменение симметрии в процессе фазового перехода. Как правило, параметр порядка определяется смещением и (или) химическим упорядочением относительно небольшого числа атомов в элементарной ячейке кристалла. Это означает, что большая часть атомов (электронной плотности) имеет симметрию высокосимметричной фазы даже тогда, когда вся структура в целом инвариантна относительно группы симметрии низкосимметричной фазы. Таким образом, псевдосимметрия с необходимостью присутствует в низкосимметричной фазе.

В [39, 40] описан поиск псевдосимметричных кристаллических структур с целью предсказания возможных фазовых переходов. Поиск проводился с помощью программы, в которой был реализован предложенный авторами метод смещений [25]. Результатом успешного применения поиска псевдосимметрии явилось, в частности, предсказание высокотемпературных фазовых переходов для структур с симметрией  $P2_12_12_1$  [39] и  $Pnma$  [40] и новых сегнетоэлектриков для полярных структур с симметрией  $Pba2$  и  $Pmc2_1$  [41].

Анализ псевдосимметрии структур в низкосимметричной фазе можно проводить используя величину степени симметричности электронной плотности. При этом количественно определяется величина параметра порядка вне зависимости от того, скалярной, векторной или тензорной величиной он описывается.

В качестве примера рассмотрим кристаллы структурного типа  $KTiOPO_4$  (КТР), являющиеся эффективными нелинейными оптическими материалами. Всем структу-

рам типа КТР свойствен сегнетоэлектрический фазовый переход второго рода из полярной пространственной группы  $Pna2_1$  в пространственную группу  $Pnan$ .

Группа  $Pnan$  содержит  $Pna2_1$  в качестве подгруппы индекса 2, и для характеристики величины псевдосимметричности структуры в сегнетофазе достаточно рассчитать степень инвариантности электронной плотности относительно скользящей плоскости  $n$ , перпендикулярной оси  $z$ .

Расчеты степени инвариантности структур проводились с использованием структурной информации, приведенной в [42–44].

На рис. 6 приведена диаграмма, показывающая связь степени симметричности кристаллических структур КТР с температурой фазового перехода [45]. Полученная диаграмма указывает на монотонную зависимость энергии, затрачиваемой на искажение кристаллической структуры, и параметра, описывающего данное искажение. Иными словами, чем менее искажена несимметричная фаза по отношению к симметричной, тем меньшая энергия должна быть затрачена на смещение атомов в ходе фазового перехода.

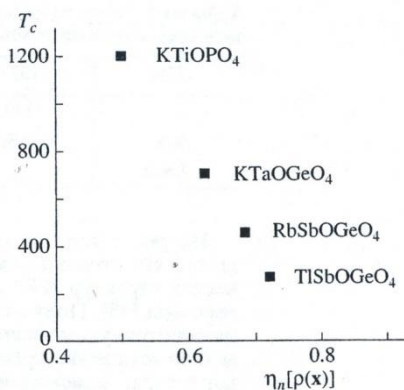


Рис. 6. Зависимость температуры фазового перехода кристаллических структур типа КТР от степени псевдосимметрии относительно скользящей плоскости  $n_z$

## 6. ПСЕВДОСИММЕТРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Симметрия проявляется не только в мире кристаллов, но является общим свойством самых разнообразных природных объектов [46]. Поэтому псевдосимметрические особенности могут наблюдаться во многих физических, биологических и др. системах. Следовательно, описанные выше подходы к описанию и применению псевдосимметрии в кристаллах имеют общенаучное значение и могут использоваться в самых разных областях человеческого знания. В качестве примера приведем результаты использования понятия псевдосимметрии и ее количественных оценок для экологического мониторинга окружающей среды.

Симметрия, точная или приближенная, является важнейшим свойством подавляющего числа живых организмов [46]. Однако условия функционирования допускают морфофункциональные изменения структур в пределах нормы реакции. К такому типу изменений можно отнести так называемую флуктуирующую асимметрию (ФА), под которой в биологии понимают незначительные и случайные отклонения от строгой билатеральной симметрии (симметрии относительно плоскости отражения) биообъектов. Таким образом, флуктуирующая асимметрия ор-



ганизмов по билатеральным признакам может рассматриваться как случайное макроскопическое событие, которое заключается в независимом проявлении в разной степени выраженных признаков либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах организма. Предполагается, что асимметрия наряду с симметрией – имманентная характеристика биообъекта, неизбежно проявляющаяся в онтогенезе.

Величину флуктуирующей асимметрии предлагается использовать в качестве меры при оценке стабильности развития организма. При этом можно полагать, что уровень морфогенетических отклонений от нормы (т.е. величина флуктуирующей асимметрии) минимален лишь при определенных (оптимальных) условиях среды и возрастает при стрессовых воздействиях.

В [47, 48] разработан количественный метод оценки величины флуктуирующей асимметрии на основе оценки степени инвариантности биологических объектов относительно отражения в плоскости. При этом биологический объект представляется в виде некоторой функции  $f(x)$ , вид которой зависит от характера решаемой задачи. В простейшем случае, при оценке степени симметричности лишь внешней формы объекта, эта функция может быть равна 1, если точка принадлежит исследуемому объекту, и нулю, если нет. Степень инвариантности функции относительно отражения  $\eta_m[f(x)]$  может быть рассчитана по одному из описанных выше алгоритмов. Величина флуктуирующей асимметрии определяется как  $1 - \eta_m[f(x)]$ .

Проводя измерения на достаточно большом числе однотипных объектов с использованием статистической обработки результатов, можно делать сравнительные заключения о состоянии окружающей среды, оцениваемом по пятибалльной системе [49].

В качестве примера приведем результаты исследования качества воздуха в Нижнем Новгороде в период с 1997 по 2002 г. по изменению величины флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы как биоиндикатора (табл. 2) [50].

Таблица 2

**Результаты оценки качества воздушной среды в Нижнем Новгороде по  $n$  измерениям флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы**

Год	1997	1998	1999	2000	2001	2002
$n$	327	800	1050	1049	1051	1288
ФА	0.048(1)	0.046(1)	0.039(1)	0.054(1)	0.068(1)	0.064(1)
Балл	4	3	2	5	5	5

Из таблицы видно, что только в 1999 г., в отличие от 1997, 1998 и 2000–2002 гг., изменение качества воздушной среды, обусловленное загрязнением выбросами промышленных предприятий и автотранспортом, в городе характеризовалось 2-м баллом («начальное (незначительное) отклонение от нормы» [49]). Возможно, что этот факт обусловлен спадом производства вследствие экономического кризиса 1998 г. В последующие годы качество среды в Нижнем Новгороде ухудшалось и характеризовалось 5-м баллом («критическое состояние» [49]). Сравнение экологической ситуации за период с 1999 по 2002 г. свидетельствует об устойчивой тенденции ухудшения качества среды.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершая рассмотрение проявлений федоровской псевдосимметрии и влияния псевдосимметрических особенностей кристаллов на их физические свойства, отметим следующее. Псевдосимметрия является геометрической особенностью атомной структуры кристалла. Многообразие ее проявлений определяется многообразием подходов к описанию кристалла. В связи с этим в каждом конкретном случае необходимо точно определить симметрические признаки и модельные представления (атомы-точки, функции и др.), которые лежат в основе описания кристалла и которые могут оказывать влияние на рассматриваемые свойства. Этим определяется рассматриваемый тип псевдосимметрии и конкретные способы ее количественной оценки. Как и другие геометрические особенности физических систем, псевдосимметрия не может полностью определять физические свойства кристаллов. Поэтому применения описанных подходов могут быть успешными для однотипных атомных структур и при условии привлечения дополнительной физической информации.

Можно ожидать, что идеи псевдосимметрии могут быть достаточно эффективно использованы в тех областях науки, где применяются понятия и методы симметрии.

Работа выполнена при частичном финансировании в рамках Программы Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (грант НШ-4964.2006.5).

### *Список литературы*

1. Вайнштейн Б.К. Кристаллография и кристаллохимия. М.: Наука, 1986. С. 10.
2. Копчик В.А. // Докл. АН СССР. 1980. Т. 250. С. 353.
3. Зоркий П.М. // Журн. физ. химии. 1994. Т. 68. С. 966.
4. Струков Б.А., Леванюк А.Р. Физические основы сегнетоэлектрических явлений в кристаллах. М.: Наука, 1995. 304 с.
5. Лайнс М., Гласс А. Сегнетоэлектрики и родственные им материалы. М.: Мир, 1982. 236 с.
6. Белов Н.В. Структуры ионных кристаллов и металлических фаз. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 237 с.
7. Buerger M. // J. Chem. Phys. 1949. V. 15. P. 1.
8. Бюргер М. Структура кристаллов и векторное пространство. М.: Иностранная литература, 1961. 384 с.
9. Taxer K. // Z. Kristallogr. 1981. B. 155. S. 1.
10. Zorky P.M. // J. Mol. Struct. 1996. 374. P. 9.
11. Lawrenson J.E., Wondratschek H. // Z. Kristallogr. 1976. B. 143. S. 471.
12. Matsumoto T., Wondratschek H. // Z. Kristallogr. 1979. 150. S. 181.
13. Engel P., Matsumoto T., Steinman G., Wondratschek H. // Z. Kristallogr. Suppl. 1984. № 1. S. 59.
14. Чупрунов Е.В., Хохлов А.Ф., Фаддеев М.А. Основы кристаллографии. М.: Изд. физ.-мат. лит., 2003. 500 с.
15. Чупрунов Е.В. // Пространственные группы симметрии. К столетию их открытия. М.: Наука, 1992. С. 238.

16. Дубкова Т.А., Головачев В.П., Чупрунов Е.В. // Вестн. Нижегород. ун-та. Сер. Инновации в образовании. 2002. Вып. 1(3). С. 163.
17. Чупрунов Е.В., Тархова Т.Н. // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272. С. 873.
18. Шубников А.В. // Кристаллография. 1963. Т. 6. С. 933.
19. Чупрунов Е.В., Тархова Т.Н., Козлова Г.И. // Докл. АН СССР. 1988. Т. 303. С. 105.
20. Борисов С.В., Близнюк Н.А. // Пространственные группы симметрии. К столетию их открытия. М.: Наука, 1992. С. 132.
21. Kroumova E., Aroyo M.I., Perez-Mato J.M. // *Ferroelectrics*. 2000. V. 241. P. 295.
22. Kroumova E., Aroyo M.I., Perez-Mato J.M. et al. // *Phase Transitions*. 2003. V. 76. P. 155.
23. Ivantchev S., Kroumova E., Aroyo M. I. et al. // *J. Appl. Cryst.* 2002. V. 35. P.511
24. Capillas C., Aroyo M.I., Perez-Mato J.M. // *Z. Kristallogr.* 2005. B. 220. S. 691.
25. Kroumova E., Aroyo M.I., Perez-Mato J.M. et al. // *J. Appl. Cryst.* 2001. V. 34. P. 783.
26. Зоркий П.М., Дашевская Е.Е. // *Журн. физ. химии*. 1992. Т. 66. С. 70.
27. Лавут Е.Э., Зоркий П.М. // *Журн. структур. химии*. 1983. Т. 24. С. 54.
28. Разумаева А.Е., Зоркий П.М. // *Вестн. МГУ. Сер. Химия*. 1980. Т. 21. С. 27.
29. Зоркий П.М., Черникова Н.Ю. // *Координац. химия*. 1980. Т. 6. С. 332.
30. Близнюк Н.А., Борисов С.В. // *Журн. структур. химии*. 1991. Т. 32. С. 104.
31. Дубов П.Л., Шафрановский И.И., Шафрановский Г.И. // *Кристаллография*. 1981. Т. 26. С. 1293.
32. Дубов П.Л., Орлов А.М., Шафрановский И.И. // *Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт.* 1986. Т. 79. С. 107.
33. Чупрунов Е.В., Солдатов Е.А., Тархова Т.Н. // *Кристаллография*. 1988. Т. 33. С. 759.
34. Каткова М.Р., Крутов А.И., Чупрунов Е.В. // *Кристаллография*. 1995. Т. 40. С. 70.
35. Каткова М.Р., Новикова Н.Ю., Фаддеев М.А., Чупрунов Е.В. // *Кристаллография*. 1998. Т. 43. С. 9.
36. Симонов В.И. // *Кристаллография*. 2003. Т. 48. № 6. (прил.) С. S91.
37. Иванов В.А., Фаддеев М.А., Чупрунов Е.В. // *Кристаллография*. 2000. Т. 45. С. 911.
38. Сиротин Ю.И., Шаскольская М.П. *Основы кристаллофизики*. М.: Наука, 1975. 639 с.
39. Igartua J.M., Aroyo M.I., Perez-Mato J.M. // *Phys. Rev. B*. 1996. V. 54. R 12744.
40. Igartua J.M., Aroyo M.I., Kroumova E., Perez-Mato J.M. // *Acta Cryst. B*. 1999. V. 55. P. 177.
41. Kroumova E., Aroyo M.I., Perez-Mato J.M. // *Acta Cryst. B*. 2002. V. 58. P. 921.
42. Белоконева Е.Л., Милль Б.В. // *Журн. неорганической химии*. 1992. Т. 37. С. 998.
43. Belokoneva E.L., Knight K.S., David W.I., Mill B.V. // *J. Phys.: Condens. Matter*. 1997. V. 9. P. 3833.
44. Thomas P.A., Glaser A.M., Watts B.E. // *Acta Cryst. B*. 1990. V. 46. P. 333.

45. Каткова М.Р., Носов С.С., Чупрунов Е.В., Белоконева Е.Л. // Кристаллография. 2000. Т. 45. С. 707.
46. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 229 с.
47. Гелашвили Д.Б., Солдатов Е.Н., Чупрунов Е.В. // Поволжский экологический журн. 2004. № 2. С. 132.
48. Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И. // Журн. общей биологии. 2004. Т. 65. С. 377.
49. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ. Утв. Росэкологии от 16.10.2003, № 460-р. М., 2003.
50. Мокров И.В. Дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: ННГУ, 2005.

## ПРОГРАММА PSEUDOSYMMETRY ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ПСЕВДОСИММЕТРИИ АТОМНЫХ СТРУКТУР КРИСТАЛЛОВ<sup>10</sup>

### ВВЕДЕНИЕ

При решении ряда кристаллографических задач возникает необходимость количественной оценки степени инвариантности атомной структуры кристалла относительно различных преобразований пространства. Такие задачи возникают, например, при исследовании псевдосимметричных кристаллов, значительная часть атомной структуры которых инвариантна относительно некоторой надгруппы пространственной группы симметрии кристалла в целом [1], в частности при анализе низкосимметричных фаз кристаллов со структурными фазовыми переходами второго рода.

Для подобных атомных структур характерна приблизительная симметрия (псевдосимметрия) относительно операций симметрии высокосимметричной фазы, которые исчезли в процессе фазового перехода. Оценка степени инвариантности атомной структуры относительно таких операций может, например, служить количественной характеристикой параметра порядка [2].

Известны количественные характеристики симметричности кристаллов, основанные на анализе смещений центров масс атомов от некоторых заданных позиций [3, 4]. Однако, вероятно, более универсальным методом оценки степени инвариантности атомных структур относительно заданных операций является непосредственный расчет степени инвариантности функции электронной плотности (ЭП) кристалла [5].

Электронная плотность кристалла является ограниченной периодической положительно определенной функцией, отражающей все симметрические особенности кристалла. Кроме того, распределение ЭП определяет значительную часть физических свойств кристалла.

В настоящей работе описывается компьютерная программа, позволяющая анализировать псевдосимметрические особенности функции ЭП кристалла.

### РАСЧЕТ СТЕПЕНИ ИНВАРИАНТНОСТИ ЭЛЕКТРОННОЙ ПЛОТНОСТИ КРИСТАЛЛА ОТНОСИТЕЛЬНО ЗАДАННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Величина степени инвариантности ЭП кристалла  $\rho(r)$  относительно операции  $\hat{q} = \{q|t\}$  определяется функционалом [5]:

$$\eta_{\hat{q}}[\rho(r)] = \frac{\int \rho(r)\rho(\hat{q}r)dV}{\int_V \rho^2(r)dV}, \quad (1)$$

---

<sup>10</sup> Опубликовано: Кристаллография. 2014. Т. 59. Вып. 1. С. 151–153.

где  $\{q|t\}$  – оператор преобразования координат ( $q$  – матрица обобщенного поворота,  $t$  – вектор трансляционной компоненты [6]), интегрирование ведется по объему элементарной ячейки кристалла.

Величина  $\eta_{\hat{q}}[\rho(r)]$  характеризует долю ЭП кристалла, инвариантную относительно преобразования  $\hat{q}$ . Если  $\hat{q} \in G$ , то  $\eta_{\hat{q}}[\rho(r)] = 1$ , в общем случае  $0 < \eta_{\hat{q}}[\rho(r)] < 1$ . Чем ближе значение  $\eta_{\hat{q}}[\rho(r)]$  к единице, тем большая доля ЭП кристалла инвариантна относительно преобразования  $\hat{q}$  и тем выше псевдосимметрия кристалла.

Расчет функционала (1) удобно проводить в обратном пространстве, раскладывая функцию ЭП кристалла в ряд Фурье. В общем случае получаем

$$\eta_{\hat{q}}[\rho(r)] = \frac{\sum_H F(H) F(-q^T H) \exp(-2\pi i H t)}{\sum_H |F(H)|^2}, \quad (2)$$

где  $F(H)$  – структурная амплитуда кристалла,  $q^T$  – транспонированная матрица обобщенного поворота оператора преобразования координат  $\hat{q}$ , суммирование ведется по всему обратному пространству.

При выполнении расчетов по формуле (2) структурные амплитуды  $F(H)$  могут быть рассчитаны на основе структурной информации о кристалле и функций атомного рассеивания или получены экспериментальным путем.

Важнейшей частью исследования псевдосимметрии конкретного кристалла является поиск преобразований  $\hat{q}$ , для которых величина  $\eta_{\hat{q}}[\rho(r)]$  принимает максимальные значения. Если такие преобразования могут быть перечислены из каких-либо теоретико-групповых, геометрических или физических соображений, то задача сводится к расчету (1) для всех перечисленных  $\hat{q}$ .

Часто бывает необходимо при заданном обобщенном повороте определить трансляционные компоненты операции псевдосимметрии, относительно которых степень инвариантности ЭП кристалла максимальна. Так, при вычислении степени центросимметричности кристалла с пр. гр.  $P1$  положение центра псевдоинверсии не определено заранее и может находиться в любой точке элементарной ячейки. Для решения этой задачи необходимо рассматривать функционал (1) как функцию трех компонент трансляционного вектора операции псевдосимметрии и решить задачу нахождения ее экстремумов.

Решение задачи удобно выполнять в два этапа. На первом функционал (1) представляется как трехмерный ряд Фурье, к которому применимо быстрое преобразование Фурье

$$\eta(t) = \frac{1}{K} \sum_H G(H) \exp(-2\pi i H t), \quad (3)$$

где  $G(H) = F(H) F(-q^T H)$ , а  $K = \sum_H |F(H)|^2$  играет роль нормировочного множителя. Рассчитывая массив значений  $G(H)$  и ряд (3), можно получить карту значений степени инвариантности ЭП для различных значений трансляционного вектора  $t$ . Пики функции (3) на карте будут соответствовать приближенным положе-

ниям максимумов функционала (1). На втором этапе проводится уточнение положения максимумов функционала (1) с использованием численных методов.

Строгая оценка погрешности рассчитываемой степени инвариантности ЭП является сложной задачей. Основными источниками погрешностей являются погрешности расчета или определения структурных амплитуд, которые складываются из погрешности определения координат атомов, погрешности функций атомного рассеяния и погрешности при расчете рядов Фурье (эффект обрыва ряда Фурье). Модельные расчеты показали, что при современной точности определения координат атомов методами рентгеноструктурного анализа и аппроксимации функций атомного рассеяния погрешность расчета величины степени инвариантности ЭП в среднем не превосходит  $\pm 0.003$ . Отметим, что при сравнении степеней инвариантности ЭП разных кристаллов корректно сравнивать только величины, рассчитанные для одних и тех же максимальных значений  $\sin \theta/\lambda$ .

### ПРОГРАММА PSEUDOSYMMETRY

Программа PseudoSymmetry позволяет проводить исследования псевдосимметрических особенностей ЭП кристалла. Программу и подробное описание к ней можно получить на официальном сайте [7].

Входными данными для программы могут служить CIF-файлы со структурной информацией [8] или файлы, содержащие структурные амплитуды, полученные расчетами в других программах или измеренные экспериментально. При расчете структурных амплитуд используются табулированные усредненные атомные факторы, приведенные в [9], промежуточные значения получаются линейной аппроксимацией двух соседних точек таблицы.

Реализовано несколько методов расчета степени инвариантности ЭП кристалла, в том числе расчет степени инвариантности ЭП кристалла относительно заданного набора операторов преобразований координат, расчет карты степени инвариантности ЭП кристалла для заданной матрицы обобщенного поворота, а также поиск и уточнение ее локальных максимумов.

Результаты расчетов программа PseudoSymmetry экспортирует в текстовый файл, формат которого аналогичен CIF-формату, принятому Международным союзом кристаллографов [8].

### ПРИМЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРОГРАММЫ PSEUDOSYMMETRY

В качестве примера приведем применение программы PseudoSymmetry к анализу псевдосимметрических особенностей кристалла  $C_{38}H_{42}AuN_2O_2P$  [10] (Кембриджский банк структурных данных, CSD-номер UXADAZ). Симметрия кристалла описывается триклинной группой P1, параметры элементарной ячейки:  $a = 11.7568(3)$ ,  $b = 13.7436(4)$ ,  $c = 13.8327(3)$  Å,  $\alpha = 60.370(2)^\circ$ ,  $\beta = 66.843(1)^\circ$ ,  $\gamma = 87.213(1)^\circ$ , ячейка содержит две формульные единицы. Значения параметров элементарной ячейки позволяют сделать вывод, что для данного кристалла могут быть характерны лишь псевдоцентросимметричность и трансляционная псевдосимметрия. При помощи программы PseudoSymmetry было проведено исследование псевдоцентросимметричности кристалла. Расчеты выполнялись на основе структурных амплитуд, вычисленных по координатам атомов, минимальное межплоскостное расстояние составило  $0.5$  Å, тепловые колебания атомов не учиты-

вались. Была рассчитана функция (3) для трансляционных компонент инверсии, и найдены положения ее максимумов.

Максимальная степень инвариантности ЭП кристалла составила  $\eta_{\dot{q}}[\rho(r)] = 0.957(3)$ , для трансляционных компонент оператора инверсии  $t = \{0.541(3), 0.196(3), 0.397(3)\}$ . Максимальная степень инвариантности ЭП рассматриваемого кристалла относительно операции трансляции составила 0.464(3).

Таким образом, для кристалла характерна лишь инверсионная псевдосимметрия относительно точки с координатами  $\{0.275(2), 0.098(2), 198(2)\}$ . Эта точка располагается приблизительно на середине отрезка, соединяющего центры масс атомов Au1 и Au2. Незначительное смещение найденной точки на 0.004(2) Å от середины указанного отрезка обусловлено вкладом в псевдосимметрию других атомов структуры.

В качестве примера использования программы для анализа больших массивов кристаллографической информации можно привести анализ трансляционной и центросимметричной псевдосимметрии кристаллов органических и элементоорганических соединений, содержащихся в Кембриджском банке структурных данных [11].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Авторы надеются, что программа PseudoSymmetry будет полезным и эффективным инструментом для решения ряда важных кристаллографических задач, таких как поиск и количественный анализ псевдосимметрии кристаллов, выявление структур с заниженной группой симметрии, поиск высокосимметричных групп атомов структуры, выявление перестроек атомных структур кристаллов при фазовых переходах и внешних воздействиях и др.

### *Список литературы*

1. Чупрунов Е.В. // Кристаллография. 2007. Т. 52. № 1. С. 5.
2. Струков Б.А., Леванюк А.Р. Физические основы сегнетоэлектрических явлений в кристаллах. М.: Наука, 1995. 304 с.
3. Близнюк Н.А., Борисов С.В. // Журн. структур. химии. 1991. Т. 32. № 1. С. 104.
4. Capillas C., Tasci E.S., de la Flor G. et al. // Z. Kristallogr. 2011. В. 226(2). S. 186.
5. Чупрунов Е.В., Солдатов Е.А., Тархова Т.Н. // Кристаллография. 1988. Т. 33. № 3. С. 759.
6. Чупрунов Е.В., Хохлов А.Ф., Фаддеев М.А. Основы кристаллографии. М.: Изд-во физ.-мат. лит., 2003. 500 с.
7. <http://www.phys.unn.ru/ps/>
8. International Tables for Crystallography. V. G. 2006.
9. International Tables for Crystallography. Vol. C. 2006.
10. Chuchuryukin A.V., Rubin Huang, Lutz M. // Organometallics. 2011. V. 30. P. 2819.
11. Сомов Н.В., Чупрунов Е.В. // Кристаллография. 2009. Т. 54. № 4. С. 581.



К ТЕОРИИ ТРАНСФОРМАЦИЙ ИЛИ СРАВНЕНИЕ РОДСТВЕННЫХ ФОРМ<sup>11</sup>

## МАТЕМАТИКА И ФОРМА

Изучение формы может быть чисто описательным, а может быть аналитическим. Так, к примеру, форма Земли, капли дождя, радуги, висячей цепи, траектория полета брошенного камня могут быть описаны обычными словами, однако когда мы приобретаем умение для описания сферы или параболы, мы получаем значительное преимущество. Математическое описание формы обладает точностью, которая практически отсутствует на стадии чистого описания; оно выражается несколькими словами или даже еще короче – несколькими математическими символами, и эти слова или символы настолько информативны, что объем описания существенно сокращается. Это иллюстрирует афоризм: «Природа начертана геометрическими символами».

Мы привыкли думать, что математические определения недостаточно гибки для повседневного использования, но их жесткость сочетается с бесконечной свободой. Точное определение эллипса относится ко всем эллипсам на свете, определение «сечения конуса» расширяет наши представления, а «кривая более высокого порядка» помогает нам почувствовать себя еще более свободно. При помощи существенных ограничений этой регулируемой свободы через математический анализ мы достигаем математического синтеза. Мы обнаруживаем гомологии и сходства, которые не были очевидны нам ранее, к примеру, мы узнаем, что как бы мы ни держали цепь и ни кидали камень, получившийся контур цепи или траектория камня всегда математически гомологичны.

Более того, мы быстро переходим от математической концепции формы в статике к форме в динамике, что и составляло нашу основную цель: мы переходим от самой формы к пониманию создающих ее сил; в самой форме мы видим диаграмму равновесных сил, а в сравнении родственных форм – величину и направление сил, необходимых для превращения одной формы в другую.

Существует и метод, предложенный Пуанкаре, – выразить все через математическую функцию и понять, почему ее правила и методы соответствуют всем физическим законам. Любое сколь угодно простое природное явление в реальности состоит из многих компонент, а любое видимое действие и эффект являются результатом бесчисленных соподчиненных действий. Здесь математика являет свою истинную мощь комбинаций и обобщений; к примеру, описание пены или клеточной ткани проводится с применением математического аппарата именно потому, что эти явления являются суммой более элементарных явлений. Рост и форма всецело обладают комплексной природой, поэтому математические правила необходимы для их описания и интерпретации.

По тем или иным причинам множество живых форм невозможно описать более или менее определенно в математических терминах, потому что существуют затруднения в физике для математиков современности, к примеру, мы никогда не

---

<sup>11</sup> D'Arcy W. Thompson. On growth and form (Cambridge University Press, 2000 [1917]. Pp. 268–325). <http://ashipunov.info/shipunov/school/books/grform.htm>. Перевод П. Волковой.

сможем вывести формулу для описания рыбы или черепа. Но мы уже можем использовать математический язык для описания хотя бы в общих чертах формы раковины улитки, завитка рога, контура листа, текстуры ткани, структуры скелета, волшебного кружева крыла насекомого. Даже для этого мы должны научиться у математиков упрощению и обобщению, способности держать в голове типовой случай и забывать про отклонения.

## МЕТОД КООРДИНАТ

В морфологии наша цель состоит скорее в сопоставлении родственных форм, чем в строгом описании каждой из них. Деформация фигуры может быть более простым для исследования явлением, тогда как фигура сама по себе может оставаться неопи­санный. Этот процесс сравнения или узнавания в одной форме определенным образом деформированной другой формы без изучения эталона сравнения лежит в области компетенции математиков и решается математическими методами. Это – метод координат, на котором построена теория трансформаций.

Я думаю, что когда Декарт разработал метод координат как обобщение чертежей художников и архитекторов задолго до того, как были предсказаны возможности применения этого метода, он видел перед собой очень простую цель – возможно, не сложнее, чем выражение формы кривой числами и словами. Это примерно то же самое, что мы каждый раз делаем при помощи метода координат, изучая статистическую кривую или наоборот – преобразуем числа в форму при построении кривой для иллюстрации таблицы смертности, скорости роста, суточных изменений температуры или атмосферного давления. Примерно таким же образом можно вписать в сетку прямоугольных координат, к примеру, контур рыбы и преобразовать его в таблицу чисел, при помощи которой мы можем вновь с легкостью восстановить контур.

Следующий шаг в использовании координат, представляющий особый интерес для морфолога, состоит в изменении или деформации нашей системы координат и последующем исследовании соответствующих преобразований в кривой или фигуре, вписанных в эту координатную сетку.

Давайте впишем в систему декартовых координат контур или часть контура какого-нибудь более или менее сложно организованного существа, такой как рыба, краб или череп млекопитающего. Мы можем теперь обращаться с этой сложной фигурой в общих терминах, как с функцией  $x, y$ . Если мы подвергнем нашу прямоугольную систему координат деформациям по простым и узнаваемым линиям, изменяя, к примеру, направление осей, отношение  $x/y$  или заменяя  $x$  и  $y$  более сложными выражениями, то мы получим новую систему координат, изменения которых относительно исходных координат произойдут и с вписанной в нее фигурой. Другими словами, мы получаем новую фигуру, представляющую исходную фигуру под более или менее однородным давлением и являющуюся функцией новых координат так же, как и исходная фигура была функцией исходных координат.

Эта проблема близка к той, с которой сталкиваются картографы, преобразуя одну и ту же карту из одной проекции в другую, стараясь при этом добиться насколько это возможно полного соответствия для каждого отдельно взятого маленького участка изображения между обеими проекциями. Морфолог не будет изображать свой живой объект в различных искусственных проекциях, но он заинтересован в противоположном аспекте проблемы: *могут ли быть две различ-*

ные, но более или менее родственные формы путем трансформаций преобразованы одна в другую. Постулировать направление и величину силы, необходимой для осуществления необходимого преобразования, будет сравнительно легкой задачей. Мы сможем рассматривать многие причинно-следственные биологические гипотезы, если такое простое изменение системы действующих сил будет корректно доказано для каждого случая.

## РОДСТВЕННЫЕ ФОРМЫ

Мы могли бы предположить, что при помощи комбинированного действия соответствующих сил любая материальная форма может быть превращена в любую другую, подобно тому, как скульптор превращает бесформенный кусок глины в горшок или силы природы превращают простой проросток в сложный организм. Однако мы не должны позволять этим предположениям уводить нас от нашего метода сравнения родственных форм. Мы должны строго ограничить себя случаями, в которых преобразования, необходимые для проведения сравнения, будут простыми, и в которых как преобразованные, так и исходные координаты создают гармоничную и более или менее симметричную систему. Мы попадем в затруднительное положение, если попытаемся сравнивать организмы, существенно удаленные друг от друга в природе и в зоологической классификации. *Мы ограничены не только нашим методом, но и самой природой*, нам следует сравнивать между собой родственные организмы, принадлежащие к одному и тому же классу по зоологической классификации.

Наше исследование находится внутри рамок, которые установил сам Аристотель, когда, определяя понятие рода, он показал, что кроме внешних характеристик, таких как цвет, которые он называл «случайностями», необходимы различия в пропорциях или относительных размерах или, как говорил Аристотель, «в излишках и нехватке». *Наш метод призван ликвидировать как раз это различие в относительных размерах, а также выявлять и демонстрировать в качестве основного признака то, что мы называем видовыми различиями.* Оправданность применения нашего метода в каждом отдельном случае ограничена практически соображениями. Основным и необходимым условием является то, что форма всей структуры должна изменяться более или менее однородно как форма гомогенного и изотропного тела. Неабсолютная изотропность не будет существенно влиять на наш метод – это приведет всего лишь к тому, что преобразованные координаты будут несколько менее регулярны и гармоничны, чем те, которыми физики описывают движение идеальной жидкости или гипотетического поля сил в однородной среде.

Необходимо, чтобы исследуемая структура изменялась целиком, по крайней мере, «независимых вариантов» изменения должно быть сравнительно немного. Такие независимые варианты встречаются при наличии локальных центров роста. Такие независимые варианты выделял еще Аристотель: «Происходит так, что некоторые [животные] имеют такие органы, которых другие лишены; к примеру, некоторые [птицы] имеют шпоры, а некоторые – нет, некоторые [птицы] имеют хохолок или гребень, а некоторые – нет, но в качестве общего правила большинство органов, в том числе и вышеупомянутые, составляют общий облик [животного] и или идентичны друг другу, или отличаются друг друга по принципу контраста». Аргумент Аристотеля более дальновиден, так как он говорит о различиях

не между двумя птицами, а между *всеми птицами и самим типом птицы* или платоновской «идеей птицы».

У рыб, к примеру, несколько частей тела – голова, тело и хвост или один плавник и другой плавник представлены в стольких вариантах, что наша система координат станет в один прекрасный момент слишком сложной для того, чтобы быть разумной. Нам придется проводить не одно множественное, а несколько отдельных сравнений, и наш общий метод окажется неприменимым. Морфолог, сравнивающий один организм с другим, описывает различия между ними точка за точкой и признак за признаком. Если он время от времени и отвлекается, чтобы восхититься существованием корреляций между признаками (как это впервые сделал Кювье), то он признает факт существования корреляции каким-то смутным явлением, причины которого он за редкими исключениями вряд ли надеется проследить, и он придерживается мнения, что эволюция следует его собственному описанию точка за точкой и признак за признаком.

Не так плохо оперировать признаками менделевской генетики: высокий и низкий, гладкий и морщинистый, одноцветный или пестрый – это противоположные тенденции или контрастирующие качества в простом логическом противостоянии. Когда морфолог сравнивает одно животное с другим точка за точкой и признак за признаком, это часто бывает простым выводом из искусственного членения и анализа. Живой организм един и неделим, в котором мы не сможем найти какой-либо четкой линии даже между головой и телом, мышцей и сухожилием, сухожилием и костью. *Признаки, которые мы выделяем, необходимо вновь объединить.* Координатная диаграмма выражает в рельефе целостность организма и позволяет нам увидеть, насколько просты типы корреляций, в которых видится целостный организм.

С другой стороны, различных и непохожих друг на друга рыб можно рассматривать как целое, как одни и те же функции чрезвычайно разных координатных систем. Этот факт сам по себе доказывает, что изменчивость выражается определенными упорядоченными линиями, что «правило роста» относится ко всей структуре, со всей ее сложностью, и что все это контролирует некая более или менее простая система действующих сил. Это не только показывает, насколько глубоко сидит явление корреляции по отношению к форме, но и демонстрирует тот факт, что взаимосвязи, которые казались слишком сложными для анализа, в большинстве случаев, чрезвычайно просто выражаются графически.

## ДЕКАРТОВЫ КООРДИНАТЫ

Если мы изобразим координатную плоскость с осью  $x$  и осью  $y$ , мы сможем изменять или деформировать эту плоскость различными способами, некоторые из которых чрезвычайно просты. Мы можем изменять конфигурацию нашей системы, растягивая ее по той или иной оси, преобразуя, таким образом, каждый маленький квадрат в соответствующий прямоугольник. Отсюда следует, что любая фигура, которую мы можем вписать в исходную координатную сетку и которую мы преобразуем, будет деформирована пропорционально общей конфигурации, будучи по-прежнему определенной соответствующими точками координатной сетки и оставаясь в соответствии с исходной фигурой. К примеру, круг, вписанный в исходную координатную сетку, будет после растяжения оси  $Y$  преобразован в эллипс. На математическом языке исходные  $X$  и  $Y$  после преобразования заме-

няются на  $X_1$  и  $c^*Y_1$ , и уравнение исходного круга  $x^2 + y^2 = a^2$  превращается в уравнение эллипса  $x_1^2 + c^2 * y_1^2 = a^2$ .

Если в систему координат вписать берцовую кость быка и перерисовать эту координатную сеть так, чтобы  $X' = 2 * X / 3$ , то мы получим изображение, очень сходное с берцовой костью овцы. Другими словами, главным (и возможно единственным) различием между двумя этими костями является то, что кость овцы вытянута в продольном направлении, по сравнению с костью быка, в пропорции 3/2. Таким же образом, берцовая кость жирафа получается из берцовой кости быка вытягиванием в продольном направлении так, что  $X'' = X / 3$ .

При втором типе преобразований растяжение не однородно по всем направлениям, так, как растягивается эластичная повязка. В таких случаях  $Y' = \varepsilon^Y$ . Очевидно, что логарифмическое увеличение может затронуть как абсциссу, так и ординату одновременно, тогда  $X' = \varepsilon^X$ ,  $Y' = \varepsilon^Y$ . Этот метод деформаций часто применяется для сравнения органических форм.

При третьем типе преобразований прямоугольные координаты становятся координатными, то есть оси располагаются под углом друг к другу. Новая система координат может быть описана в терминах наклонных  $X$  и  $Y$  осей или может быть отнесена к новым прямоугольным координатам  $\xi$  и  $\varphi$  простым преобразованием:

$$x = \xi - \varphi \cot \varphi, \quad y = \omega \operatorname{cosec} \omega.$$

### РАДИАЛЬНЫЕ КООРДИНАТЫ

Еще один важный класс деформаций может быть представлен с использованием радиальных координат, в которых одни линии представляют собой радиус из точки фокуса, тогда как другие – дуги, перпендикулярные этим радиусам. Такая система координат особенно хороша для случаев, когда внутри или вне исследуемого контура существует участок, который не должен подвергаться деформации. В биологии эта координатная система особенно хорошо применима, когда растущая структура содержит точку, где роста нет или его скорость незначительна (так называемый «узел»), а вокруг этого «узла» скорость роста возрастает симметрично. Примером этому служит лист двудольных. Лист типичного однодольного, такого как злак или гиацинт, растет непрерывно и не содержит никаких «узлов» или точек покоя. Такой лист сужается постепенно от основания к верхушке, подчиняясь видовой специфике растения. Любое изменение скорости продольного или поперечного роста листа приведет к его расширению или сужению без изменения формы в целом. Если где-то появится «узел», мы сможем заменить продольные и поперечные линии на радиальные и перпендикулярные им. Лист гиацинта в этом случае станет больше похож на типичный лист двудольного. Если мы будем изменять отношение между радиальной и тангентальной скоростью роста (увеличим углы между радиусами), мы последовательно будем наблюдать формы, которые ботаники называют ланцетной, овальной и сердцевидной. Эти последовательные изменения могут в некоторых случаях отражать изменения формы листа по мере его роста, но в общем случае баланс сил (соотношение радиальной и тангентальной скорости роста) остается настолько замечательно прочно сбалансированным, что лист увеличивается в размере без заметных изменений формы.

Иногда случается так, что «узел» располагается не в основании, а на верхушке листовой пластинки, а иногда «узлы» располагаются и в основании листовой пластинки, и на ее верхушке. В первом случае, к примеру у маргаритки, верхние ли-

стья более или менее сердцевидные, широкие, тогда как нижние листья постепенно сужаются к основанию. Во втором случае, например у *Dionaea*, лист овальный или сердцевидный с обоих концов. Наконец, мы можем обратить внимание на то, что форма плодов, к примеру яблони или вишни, может быть объяснена из одних и тех же принципов. У вишни «узел» расположен в основании ягоды, в месте прикрепления плодоножки, и над этой точкой плод в разрезе образует сердцевидный контур, тогда как у яблока существует два таких «узла» – вверху и внизу плода, и от каждого из них начинается сердцевидный контур. Боб и почка человека обладают одинаковой формой из-за этого же явления, а именно существования «узла», вокруг которого силы роста расположены симметрично в радиальном направлении. Когда семя маленькое и места в стручке достаточно, оно может расти практически сферическим, как у гороха, но если семя сжато в стручке, оно становится уплощенным и бобовидным или эллиптическим. Если семя имеет какие-нибудь простые черты рельефа в виде, к примеру, меридианов или параллелей, легко видеть, как их форма подвергается изменению, соответствующему деформации сферы.

Мы могли бы продолжить иллюстрацию формы листьев при помощи радиальных координат и даже сделать попытку описать их в полярных координатах, если бы у нас было достаточно времени. Мы можем рассматривать синусоиду как простой, постепенный и естественный переход – вероятно, самый простой и естественный из всех возможных – от минимума к максимуму и так далее, непрерывно; мы обнаруживаем эту же кривую идущей по кругу как стрелки часов в радиальных координатах. В любом случае они представляют собой простое гармоничное движение. Сейчас мы только что видели, что у типичного листа двудольных не происходит рост в определенном направлении, тогда как рост в противоположном направлении (к верхушке листа) происходит с наибольшей скоростью. Это увеличение от нуля к максимуму аналогично первой половине синусоиды; другими словами, если мы посмотрим на контур листа, как на векторную диаграмму его роста со значениями, изменяющимися от нуля до 360 и опять до нуля, то его можно описать как  $r = \sin \theta/2$ . Таким образом, мы получаем кривую, близкую к той, что ботаники называют почковидным листом с сердцевидным основанием. Будра плющевидная и фиалка собачья являются примерами такой формы листа, и иногда, как это происходит у фиалки, жилки располагаются параллельно краю листа. Фиалка также хороший пример того, как почковидный лист может становиться все более острым и вытянутым.

От  $\sin \theta/2$  мы можем перейти к любой другой заданной части  $\theta$ , и рисунок, к примеру,  $r = \sin(5 \cdot \theta/3)$  представляет собой не отдельный лист, а диаграмму венчика пентамерного цветка. Аббат Г. Гранди, математик из Пизы, в начале 18 века вычертил такую кривую и провел аналогию с ботаническими объектами, и мы до сих пор называем кривые из этого семейства «кривыми Гранди».

Спаинолепестный венчик легко преобразуется в полярные координаты, в которых радиус-вектор теперь состоит из двух частей – одна постоянная, другая отражает амплитуду (или половинный размах) синусоиды в соответствии с формулой:  $r = a + b \cdot \cos(n \cdot \theta)$ . Мы можем скомбинировать две кривые, что откроет нам новые горизонты возможностей. На контур простого листа (овального, ланцетного или сердцевидного) мы можем наложить вторичные синусоиды с меньшим периодом и амплитудой. Результат будет изменяться от слегка городчатого

края до пальчатых лопастей листа плюща или отдельных листочков конского каштана. Мы можем вписать отдельные лепестки в спираль, продолжая серию все дальше и дальше, мы получим фигуры, соответствующие листовой розетке очитка или цветку кувшинки.

Большинство трансформаций, обсуждаемых выше, являются частными случаями общих трансформаций, совершенных методом слияния функций и эквивалентных проекции исходной фигуры на новую плоскость.

Еще одна интересная и важная трансформация, принадлежащая к тому же классу, состоит в том, что система прямых линий преобразовывается в соответствующую систему логарифмических спиралей: прямая  $c = y - a * x$  соответствует логарифмической спирали  $c = \theta - A * \log r$ . Эта простая и красивая трансформация позволяет мгновенно преобразовать, к примеру, прямую коническую раковину птеропод в спиральную раковину наутилуса.

Преобразования перестают быть достижимыми методами простого математического анализа, когда система перестает быть ортогональной. Такое удаление от типичной симметрии в первую очередь объясняется тем, что развивающийся организм далек от того, чтобы быть гомогенным и изотропным, то есть не ведет себя как идеальная жидкость. Хотя в таком случае *наши координатные системы и не могут описываться строгим математическим анализом, они графически выражают отношения новой координатной системы к старой и снабжают нас некоторыми знаниями о взаимодействии сил, приводящих к соответствующим деформациям.*

### НЕКОТОРЫЕ ЧАСТНЫЕ СЛУЧАИ

Мраморная бумага книжных переплетов – прекрасная иллюстрация видимых линий приложения сил. На слой полужидкой резины рабочий наносит несколько простых линий красящего вещества. Затем, проводя гребенкой по жидкости, он распределяет красящее вещество волнами и спиральями, создавая мраморный узор, который затем переносится на бумагу. В такой системе из-за неравномерного распределения в различных направлениях получается узор, сходный с тем, который мы можем наблюдать на шкуре пресмыкающихся. Надо отметить, что в случае мраморной бумаги, несмотря на простоту метода, система сил задается одновременным воздействием всех зубьев гребенки, и эта комплексность выявляется в общей диаграмме действия сил, определяющих узор.

Вот еще один пример. *Преобразование одного круга (или сферы) в два круга (или сферы) с точки зрения математики является чрезвычайно сложной трансформацией, а с точки зрения физики это может быть сделано очень просто.* Маленькая круглая тыква вырастает в большую округлую или овальную тыкву. Если перетянуть плод посередине, то те же самые силы роста преобразуют круглую структуру в две сообщающиеся сферы. Варьируя положение перетяжки или добавляя новые, можно получить большое разнообразие форм. Ясно, что мы можем объяснять многие обычные биологические процессы развития или изменения формы существованием линий, сдерживающих или определяющих действие сил роста, которые в противном случае были бы однородными и симметричными. Это очень похоже на действия стеклодува. Стеклодув начинает с трубочки, которую он замыкает с одной стороны, чтобы получить полый пузырек, внутри которого вдвухаемый воздух создает равномерное давление на все стенки. Получившаяся сфера, которая создается однородной расширяющей силой, модифицируется в

любую другую форму при помощи разделителей, позволяющих стеклодуву неравномерно нагревать или охлаждать разные части пузырька. Оливер Вендел первым отметил эту любопытную аналогию между действиями стеклодува и природы, которая тоже обычно начинает с полой трубочки. Пищеварительная система, кровеносная система (включая сердце), центральная нервная система позвоночных (включая мозг) закладываются как простые полые структуры, с которыми природа поступает, как стеклодув. Природа может расширить трубочку здесь и сузить ее там, утолщить ее стенки или сделать их тоньше, выдуть боковое ответвление или слепой отросток, согнуть или скрутить трубочку или сделать ее стенки складчатыми – на этом природа удовлетворяется. Форма человеческого желудка может быть легко объяснена с этих позиций – это просто плохо выдутый пузырь; пузырь, рост одной из сторон которого был замедлен, чтобы не допустить симметричного увеличения в размерах.

Флорентийское стекло или любая другая ручная работа стеклодува всегда прекрасна, поскольку ее *контуры, как и в живой природе, отражают силы, которыми они были созданы*. Это пример математической красоты, от которой мы не найдем и следа в изготовленной фабричным способом бутылки.

### ТРЕХМЕРНЫЕ СИСТЕМЫ КООРДИНАТ

В кратком рассмотрении координатных преобразований и их применения в морфологии я имел дело только с двухмерным пространством и не упоминал о менее простых трехмерных координатах. Теоретически здесь нет ничего сложного: преобразовать форму рыбы или черепа в прямоугольные координаты  $x$ ,  $y$ ,  $z$  или полярные координаты  $\xi$ ,  $\varphi$ ,  $\zeta$  так же просто, как рассматривать их двухмерную проекцию на две координатные оси. Преимущество заключается в том, что мы исследуем форму объекта, а не его рисунок, минуя геометрические затруднения (как в случае с двустворчатой раковинной). Однако эту тему стоит оставить до следующего раза. Тем не менее, давайте бросим беглый взгляд на несколько простейших случаев, с которых такое исследование могло бы начаться; мы обнаружили, что наши двухмерные координаты так легко и эффективно применяются к рыбам, что мы можем найти среди них первые объекты для исследования в трехмерном пространстве.

Довольно очевидно, что один и тот же метод описания и анализа, который мы применяли в одной плоскости, может быть применен и в другой. Однако перед нами встает новая важная проблема – связать деформацию или трансформацию, которую мы находим в одной плоскости, с теми, что мы находим в другой, и предсказать примерно, что произойдет в третьем измерении, когда мы познакомились с двумя, то есть выразить значения по одной оси через значения по двум другим.

Давайте представим себе обычную «круглую» рыбу и обычную «плоскую» рыбу, таких как пикша и камбала. Эти две рыбы не очень расположены к тому, чтобы их сравнивали методом двухмерных координат, так как они обладают лишь небольшими различиями в положении глаз и числе плавников: непрерывный дорзальный плавник камбалы у пикши разделен на несколько отдельных плавников. Если не останавливаться на мелких различиях вроде этих, основным является то, что тело камбалы расширено в дорзовентральном направлении, так сказать, вдоль оси  $y$  по сравнению с телом пикши, другими словами, значение отношения  $x/y$  у пикши составляет чуть больше половины такового у камбалы. Мы также обнару-



жили, что камбала (по сравнению с пикшей) вытянута в одном направлении и сплющена в другом: значение  $y$  увеличено, а значение  $z$  уменьшено по отношению к  $x$ . Более того, мы вскоре увидим, что это обычное явление. Высокое вытянутое тело рыбы-солнце одновременно сплющено с боков по сравнению с близкими видами, выбранными для сравнения, и напротив, такие рыбы, как скат, расширены от одного бока к другому по сравнению с акулой и сжаты в вертикальном направлении. Мы спешим узнать, есть ли какая-то простая зависимость между этими парными факторами – расширением и сжатием, и знание о том, что два измерения ширины и глубины имеют тенденцию изменяться обратно пропорционально друг другу, придает нам уверенность в том, что в общем процессе деформации объем и площадь поперечного сечения меньше подвержены изменению, чем эти два измерения. Некоторое время тому назад, когда я изучал коэффициент, связывающий вес и длину тела у рыб ( $W=kL^3$ ), я ничуть не удивился тому, что этот коэффициент был одинаков для двух таких разных рыб, как пикша и камбала, что показывает, что эти две рыбы имеют приблизительно равный объем, если длина их тела одинакова. Другими словами, расширение камбалы практически компенсируется ее уплощением. Короче говоря, если мы преобразуем пикшу в камбалу, существенная часть изменений будет состоять в «раскатывании» круглой рыбы в плоскую, подобно тому, как пекарь раскатывает кусок теста.

Рассматривая деформацию рыбы, мы не должны забывать о том, что рыба (как и птица) – организм со строго определенной формой тела. Форма тела рыбы была изучена инженерами-кораблестроителями. Персонс сравнивал контуры и площади сечения тела множества рыб и некоторых китов и нашел, что площадь сечения часто бывает очень сходна с расстоянием до нее от переднего конца тела. Более того, согласно Персонсу, местоположение наибольшего сечения фиксировано для всех видов, будучи расположенным на 36% длины тела, считая от кончика морды. Мы не должны останавливаться на рассмотрении таких крайних случаев, как угорь или рыба-собака, способы перемещения которых существенно изменены по сравнению с обычными для рыб. Любопытно, что как только мы пытаемся связать деформацию в одном направлении с деформацией в другом направлении, мы обращаемся к генерализации, затрагивающей гидродинамические качества и связанные с ними ограничения формы и структуры.

Наши простые или намеренно упрощенные примеры позволили нам лишь немного подготовиться к более сложным вещам. Сейчас мы должны оставить эту тему, осознавая, тем не менее, что если трудности в описании и представлении результатов и могут быть преодолены, то только с помощью трехмерных координат. Тогда мы сможем наконец получить адекватную и удовлетворяющую нас картину процессов деформации и направлений роста живых объектов.

## ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СИММЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ЭВОЛЮЦИИ<sup>12</sup>

Преобразования симметрии – фундаментальные явления в развитии и эволюции многоклеточных животных. Преобразования симметрии на клеточном уровне в ходе оогенеза и раннего развития определяют основные оси будущего организма, тогда как в последующем развитии масштаб преобразований симметрии уменьшается. Помимо таких классических форм симметрии, как поворотная (радиальная), зеркальная (билатеральная) и переносная (трансляционная), в биологическом морфогенезе проявляется масштабная симметрия (симметрия подобия). В процессе фрактального морфогенеза и других проявлений флуктуирующей асимметрии нарастает хаос. Биологическая симметрия и другие варианты морфофункциональных повторов – эффективный способ морфогенеза с использованием повторения генетических программ.

### ВВЕДЕНИЕ

Преобразования симметрии играют ключевую роль в биологическом морфогенезе и неизбежны в развитии и эволюции (Bouligand, 1996; Minelli, 2003; Hirokawa et al., 2009; Li, Bowerman, 2010; Belousov, 2012). Помимо таких классических форм симметрии, как поворотная (радиальная), зеркальная (билатеральная) и переносная (трансляционная) симметрия (Вейль, 2003; Rosen, 2008; Belousov, 2012), в биологическом морфогенезе проявляется масштабная симметрия (симметрия подобия), включающая и нелинейные преобразования (Заренков, 2009; Стьюарт, 2007; Урманцев, 2007; Minelli, 2003). Число рассматриваемых типов симметрии постепенно расширяется, включая нелинейные преобразования (Шубников, 1960; Вейль, 2003; Урманцев, 2007; Заренков, 2009).

В ходе развития и эволюции многоклеточных животных наблюдаются сложные и закономерные изменения симметрии их тела (Беклемишев, 1964; Minelli, 2003; Урманцев, 2007.). Как в онтогенезе, так и в филогенезе имеют место переходы от симметризации к диссимметризации и в целом процесс сильно сдвинут в сторону диссимметризации (Урманцев, 2007).

### СТАНОВЛЕНИЕ ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ ОРГАНИЗМА

У исследованных многоклеточных животных анимально-вегетативная полярность яйца и передне-задняя ось будущего организма устанавливается на одноклеточной стадии, в ходе оогенеза или вскоре после контакта и слияния гамет. Различные организмы используют разные механизмы установления полярности, но все они обеспечиваются главным образом структурами цитоскелета; для поляризации ооцита требуется участие и актина, и микротрубочек, а также множества сигнальных систем клетки (Li, Bowerman, 2010). Хорошо изучен механизм становления передне-задней полярности у нематоды *Caenorhabditis elegans*: в этом случае полярность детерминируется вхождением спермия (Goldstein, Hird, 1996).

---

<sup>12</sup> Опубликовано: Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Сер. «Геобиологические системы в прошлом». М.: ПИР РАН, 2013. С. 22–43.

Актиновые филаменты и микротрубочки как компоненты цитоскелета конвертируют начальную асимметрию в глобальную клеточную полярность. Поляризованная клеточная архитектура определяет установление эмбриональных осей (Li, Bowerman, 2010). Таким образом, цитоскелет яйца функционирует как глобальный морфогенетический детерминант, направляющий и поддерживающий анизотропию молекулярной информации, распределенной в ооплазме и детерминирующей осевую полярность яйца и будущего организма; интегральная реакция поляризации яйцеклетки разрушает ее сферическую симметрию (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

Поляризация яйцеклетки в оогенезе обеспечивается многими факторами, включая положение ооцита в материнском организме, участие в оогенезе вспомогательных клеток, например трофоцитов и фолликулярных клеток, распределение цитоплазматических структур и желтка, региональную экспрессию генов в ходе оогенеза (Nüsslein-Volhard, 1991; Gilbert, 2006). Кортикальный слой яйцеклетки – носитель проморфологии, информации о пространственной организации будущего организма в виде системы морфогенетических факторов, определяющих полярность и симметрию яйца и контролирующих начальные этапы формирования структуры зародыша (Davidson, 2006; Gilbert, 2006). «Материнская анизотропия» ооплазмы инициирует спецификацию доменов развивающегося зародыша; это означает, что яйцо содержит и начальные условия, и программу, необходимую для обработки материнской анизотропии и ее трансляции в дифференциальную генную экспрессию, спецификацию и дифференциацию клеток (Davidson, 2006).

Например, у дрозофилы РНК гена *bicoid* поступает в растущий ооцит из трофоцитов, тогда как продукт гена *nanos* транспортируется из фолликулярных клеток. У большинства животных синтез подобных белков-морфогенов осуществляется самим ооцитом, особенно оогенезе без участия вспомогательных клеток. Однако и в тех случаях, когда молекулы РНК поставляются в ооцит вспомогательными клетками, как это происходит у дрозофилы, пространственное распределение молекулярной информации, задающей осевую полярность будущего организма, контролируется компонентами двигательной системы ооцита, с помощью кинезина и динеина, моторных белков системы микротрубочек. Стабильность локализации продуктов гена *nanos*, а также других компонентов полярной плазмы, на заднем конце ооцита обеспечивается актиновым цитоскелетом ооцита. Градиент белкового продукта гена *dorsal*, транскрипционного фактора, определяющего дорсовентральный градиент, создается в результате взаимодействия фолликулярных клеток с ооцитом, при участии продуктов других генов (Gilbert, 2006).

Передне-задний градиент концентрации белкового продукта гена *bicoid* у ранних эмбрионов дрозофилы контролирует зиготическую активацию гена сегментации *hunchback* (Nüsslein-Volhard, 1991; Gilbert, 2000). Осевая полярность ооцита и яйца животных проявляется в ионных потоках, генерирующих внеклеточное электрическое поле (Nuccitelli, 1984).

Дорсовентральная ось может быть определена до оплодотворения (как, например, у дрозофилы), в ходе оплодотворения, когда место вхождения спермия определяет дорсальную сторону (как это происходит у амфибий и асцидий), либо в ходе раннего дробления, как у морских ежей с планктотрофной личинкой (Raff, Raff, 2009; Minelli 2003). Перераспределение и локализация в ооплазме факторов, определяющих судьбу регионов яйца и будущего зародыша, зависят от поляризации системы цитоскелета и межклеточных контактов и могут происходить не

только в процессе оогенеза, но и после контакта гамет в ходе ооплазматической сегрегации, а также в раннем развитии.

Проникновение спермия запускает целый каскад явлений, модифицирующих организацию кортекса (Kirschner, Gerhart, 2005). При проникновении спермия у иглокожих (Kyozuka, 1993) и мыши (Johnson, Maro, 1985) на поверхности яйцеклетки образуется конус оплодотворения за счет полимеризации актиновых филаментов. У морского ежа плазматическая мембрана спермия интегрируется в плазматическую мембрану яйца, оставаясь локальным пятном, маркирующим точку проникновения спермия, в ходе дробления (Kirschner et al., 1980; Shapiro et al., 1981). Вслед за слиянием гамет мыши отделяется полярное тельце, и в контактной зоне также концентрируется актин (Johnson, Maro, 1985) и спектрин, белок, ассоциированный с актином (Reima, Lehtonen, 1985). Таким образом, клеточные контакты и локальный порядок проникновения спермия оказываются связанными с интегральным порядком яйца, зиготы и развивающегося организма.

У хордовых второе разрушение симметрии яйцеклетки, определяющее дорсо-вентральную ось яйца и развивающегося организма, происходит вслед за проникновением спермия. Этот процесс разрушения симметрии вовлекает асимметричный поток кортикальной актиновой сети (Mullins, 2010). У амфибий кортекс осемененного яйца реструктурируется со смещением пигмента в анимальную область и поворачивается относительно внутренней ооплазмы с формированием серого серпа (Kirschner, Gerhart, 2005). У асцидий после проникновения спермия желтый пигмент перемещается к вегетативному полюсу и затем формирует так называемый желтый серп ниже экватора (Sawada, 1988). Итак, перестройка ооплазмы у хордовых, индуцируемая слиянием гамет, определяет дорсо-вентральную полярность будущего животного.

Между различными таксонами животных существуют значительные различия во времени формирования дорсовентральной оси симметрии будущего организма, иногда даже у родственных организмов. Показано, что у морских ежей с личиночным развитием только анимально-вегетативная ось определяется материнским эффектом, тогда как орально-аборальная (дорсовентральная) ось и затем лево-правая ось детерминируются у зародыша. У морского ежа *Heliocidaris erythrogramma* с прямым развитием и анимально-вегетативная, и дорсо-вентральной оси определяются до оплодотворения, под материнским контролем (Raff, Raff, 2009). Обилие желтка в яйцеклетках, обеспечивающее ускоренное лецитотрофное развитие, может вовлекать гетерохронию, включающую детерминацию в ходе оогенеза не только передне-заднего осевого паттерна, но также дорсо-вентрального, а иногда и латеральной асимметрии плана строения.

Трансформации симметрии яйца дают наиболее важную морфогенетическую информацию, детерминирующую осевой паттерн будущего организма. Таким образом, ооплазма яйца и зиготы обладает долговременной необратимой эпигенетической памятью, подобной импринтингу.

### МЕТАМЕРИЯ: ТРАНСЛЯЦИОННАЯ СИММЕТРИЯ

Трансляционная (переносная) симметрия именуется биологами метамерией (Беклемишев, 1964; Вейль, 2003; Minelli, 2003; Fusco, 2005; Заренков, 2009). Большинство многоклеточных животных сегментированы вдоль передне-задней оси. Сегментация Annelida, Arthropoda и Chordata базируется на трансляционной симметрии с повторением сегментов вдоль оси тела (Minelli, 2003). Реже перенос

сопровождается продольным скользящим отражением, как, например, у побегов растений и некоторых вымерших билатеральных животных (Manuel, 2009; Заренков, 2009).

Сегменты рассматриваются обычно как модули тела, часто являющиеся скелетно-мышечными единицами, используемыми при движении (Minelli, 2003). Идея модульной организации использована в представлениях о метамерии, полимеризации и олигомеризации (Догель, 1954). Как известно, многие эволюционные преобразования плана строения тела связаны с умножением частей тела, полимеризацией, что создает избыточность элементов и делает возможной их дивергенцию и последующую олигомеризацию, лежащую в основе прогрессивной эволюции многих Metazoa.

Сегменты представляют собой также единицы развития. Минелли (Minelli, 2003) определяет процесс сегментации как подразделение эмбрионального поля на отдельные популяции клеток (сомитомеры у хордовых), линейно располагающиеся вдоль передне-задней оси тела. У кольчатых червей и хордовых сегментация базируется на разделении мезодермы, у членистоногих она первично эктодермальная (Minelli, 2003). У хордовых проявляется и другой тип сегментации, связанный с подразделением глоточного отдела энтодермы и образованием жаберных щелей. Сегментация энтодермы относительно редка. В разных таксонах животных проявляется ресегментация и гетерогенная (гетерономная) сегментация. У целого класса членистоногих, *Diplopoda*, большинство сегментов несет две пары ног на «диплосомит» (Minelli, 2003).

Подразделение эмбриональной ткани на серийно повторяющиеся сегменты – фундаментальный процесс развития хордовых; повторяемость структур скелета, нервной и мышечной системы позвоночных базируется на метамерии сомитов. Сомиты – парные эпителиальные сферы, отпочковывающиеся от недифференцированной пресомитной мезодермы, формирование которых определяется «молекулярными часами» с периодически повторяющейся экспрессией определенного набора генов (Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). Сегментация зародышей позвоночных контролируется сложной генетической сетью, генерирующей динамичную генную экспрессию с сегрегацией каждой последующей пары сомитов через регулярные интервалы времени от пресомитной мезодермы (Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). У позвоночных сомитогенез, первичная сегментация параксиальной мезодермы связана с молекулярным осциллятором, «часами сегментации». Часы идут со скоростью один сомит за 30 минут у рыбки-зебры и за 90 минут у куриного зародыша (Minelli, 2003). Осциллирующая транскрипционная активность набора «циклических» генов найдена в пресомитной мезодерме всех исследованных позвоночных. Часы сегментации – осциллирующая генетическая сеть, управляющая ритмичным последовательным подразделением на сомиты удлиняющейся оси тела эмбрионов позвоночных (Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). Сигнальные пути межклеточной коммуникации Notch и Wnt определяют пространственную периодичность формирования сомитов (Lewis et al., 2009; Aulehla, Pourquié, 2010; Oates et al., 2012). У разных видов позвоночных проявляется циклическая активность разных генов, лишь ортологи генов гомеобокса *Hes1* и *Hes7* циклически у всех исследованных видов, вызывая предположение о том, что эти гены – часть часового механизма сегментации анцестральных позвоночных (Oates et al., 2012). Выявлен многократно повторяемый цикл экспрессии гена гомеобокса *Hes7*, кодирующего транскрипционный репрессор, который функционирует как эффектор сигнальной системы Notch. Осцилляция *Hes7*, включающая петлю отрицательной обратной свя-

зи, по-видимому, служит молекулярной основой часов сомитной сегментации (Lewis et al., 2009; Oates et al., 2012).

Осциллирующая активность транслируется в периодические изменения судьбы клеток, группирующихся в когорты, формирующие затем сомиты. Так часы молекулярной сегментации определяют периодичность повторяемого морфогенетического процесса (Oates et al., 2012).

Получены данные об осцилляции отдельных клеток пресомитной мезодермы, свидетельствующие о существовании одноклеточных осцилляторов в основе часов сегментации. Показано, что диссоциация клеток пресомитной мезодермы мыши не разрушает индивидуальных осцилляций, но ведет к потере синхронности между клетками (Oates et al., 2012).

У членистоногих паттерн сегментации различен и контролируемые ее генетические механизмы разнообразны (Minelli, 2003; Fusco, 2005). У дрозофилы сегменты тела возникают почти одновременно, чаще же сегменты членистоногих формируются последовательно в передне-заднем направлении из зоны роста, аналогично сомитам позвоночных (Minelli, 2003; Fusco, 2005; Корчагина и др., 2010). Сегментация в развитии таракана *Periplaneta americana* вовлекает механизм, подобный таковому позвоночных, включая циклическую активность Notch (Pueyo et al., 2008). Сходство с сегментацией позвоночных ведет к предположению об опосредованной сигнальной системой Notch сегментации как древнем механизме развития, унаследованном от общего предка насекомых и позвоночных (Pueyo et al., 2008). Выявлен изменяющийся паттерн генной экспрессии сигнального пути Notch в пресегментной зоне представителей насекомых, многоножек и паука. Показано, что в развитии жука *Tribolium castaneum* ген *odd-skipped*, существенный для удлинения зародышевой полоски и сегментации, осциллирует с двухсегментной периодичностью около 95 минут (Andres et al., 2012).

Сегментация тела многоножек, за исключением малого числа передних головных сегментов, обусловлена последовательным механизмом образования морфологических единиц сегментации из задней зоны роста. Показано, что ген, родственник *odd-skipped*, динамично экспрессируется с двухсегментной периодичностью в ростовой зоне многоножки, что может свидетельствовать о высоком консерватизме часов сегментации у артропод (Fusco, 2005; Andres et al., 2012).

Остается неясным, имеет ли часовой механизм сегментации позвоночных и артропод общее происхождение или возник независимо. Изучение сегментации многоножек ведет к предположению о том, что паттерны сегментации – результат многослойного процесса развития, в котором генная экспрессия и эпигенетические механизмы взаимодействуют иерархически. Задняя зона, возможно – зона продукции периодического сигнала, но скорее «организатор сегментации», чем «генератор» (Fusco, 2005).

Таким образом, итерации (повторы) при трансляционной симметрии контролируются осциллирующей генной экспрессией, и молекулярные осцилляторы представляют общую черту сегментации различных животных.

## МАСШТАБНАЯ СИММЕТРИЯ

Масштабная симметрия проявляется при фрактальном морфогенезе. Многие биологические структуры и процессы характеризуются свойствами фракталов: масштабной инвариантностью (самоподобием) и фрактальной размерностью

(Mandelbrot, 1983; Weibel, 1991). Фрактальная геометрия провозглашена принципом дизайна живых организмов (Weibel, 1991). Масштабная симметрия именуется также симметрией подобия и симметрией расширения (Шубников, 1960; Вейль, 2003; Джан, 2006; Стьюарт, 2007; Урманцев, 2007; Заренков, 2009.)

Масштабной симметрией характеризуются фрактальные, иерархические формы (Mandelbrot, 1983; Джан, 2006; Стьюарт, 2007). Том (2002) рассматривает фрактальные дискретные множества (например, Кантора) и ветвящиеся множества как обобщенные катастрофы сложной морфологии.

Ветвление фрактальных структур – важный механизм морфогенеза многоклеточных животных и растений. Масштабная симметрия, самоподобие – типичная черта фрактального морфогенеза.

Колониальные животные с повторяющимися модульными элементами – фрактальные организмы. Фрактальные структуры обычны не только для седентарных колониальных организмов. Внутри организма животных ветвящиеся структуры не столь очевидны (Davies, 2005), но у большинства многоклеточных животных организм заполнен такими ветвящимися фрактальными системами, как дыхательная, выделительная, кровеносная, лимфатическая. Формирование ветвящихся бронхиальных фрактальных деревьев – классический пример фрактального морфогенеза (Mandelbrot, 1983; Metzger, Krasnov, 1999; Fleury et al., 2005).

Ветвление максимизирует общую площадь контакта между структурой и окружением и дает упаковку этой контактной области в малом объеме, т.е. организм получает некоторое функциональное преимущество (Исаева и др., 2004, Исаева, 2005, 2009; Davies, 2005; Isaeva et al., 2006; 2012). Разветвленная система отростков нейронов используется для сбора и интеграции сигналов (Исаева и др., 2004, 2006; Davies, 2005). Топологические и фрактальные преобразования сквозных эпителиальных систем в эволюции и развитии многоклеточных животных увеличивают площадь поверхности, отделяющей внутреннюю среду организма от ее окружения, тем самым способствуя лучшей адаптации организма. Фрактальные структуры можно рассматривать как функционально оптимизированный дизайн Metazoa. Все ветвящиеся биологические структуры генерируются вариациями немногих общих механизмов. Простейшая форма – дихотомическое ветвление. Другой распространенный механизм создания ветвящихся биологических структур – слияние первоначально отдельных элементов (Davies, 2005).

Ветвление эпителиальных трубочек в различных ветвях животного мира контролируется консервативным генетическим механизмом (Metzger, Krasnov, 1999; Warburton et al., 2000; Minelli, 2003; Fleury et al., 2005). Биологический алгоритм фрактального морфогенеза сходен у насекомых и хордовых. Каждый из нескольких начальных шагов ветвления контролируется отдельным геном, но затем в ходе морфогенеза дыхательной системы млекопитающих и дрозофилы найдена многократно повторяемая экспрессия генов, кодирующих фактор роста фибробластов и его рецептор, при прохождении каждого последовательного шага ветвления (Metzger, Krasnov, 1999; Warburton et al., 2000). Такой алгоритм последовательного развития фрактальных модулей – эффективный путь морфогенеза на основе относительно сжатой генетической программы.

Исследован повторяемый, самоподобный морфогенез ветвящихся эпителиальных каналов гастро-васкулярной системы сцифомедузы *Aurelia aurita*, жаберной трахейной системы личинок поденок *Siphonurus immanis* и *Parameletus chelififer*, а также нейронов центральной нервной системы рыб *Pholidapus dybowskii*, *Oncorhynchus keta* и *Oncorhynchus masou* (Исаева и др., 2004, 2006; Исаева 2005,

2009; Isaeva et al., 2006, 2012). Сделано заключение об адаптивности и эволюционных преимуществах биологического фрактального морфогенеза, обеспечивающего морфофункциональную пластичность и сжатое генетическое кодирование. Важная черта фрактального морфогенеза – его пластичность, обеспечивающая возможность адаптивных реакций, в частности после повреждения.

Итак, повторяемость морфогенетических событий, алгоритм итерации, рекурсивности весьма обычен в развитии.

### ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ

Биологическая симметрия всегда несовершенна. У билатерально симметричных животных в той или иной мере проявляется флуктуирующая асимметрия как изменчивость в пределах организма (Захаров, 1987; Rasskin-Gutman, Izpisua-Belmonte, 2004). Биологические фрактальные структуры неизбежно проявляют стохастическую вариабельность, и симметрия подобия биологических фрактальных структур неизбежно порождает флуктуирующую асимметрию.

Для оценки соотношения порядка и хаоса в организации систем ветвящихся каналов сцифомедузы *Aurelia aurita* и личинок поденок *Siphonurus immanis* и *Parameletus chelifer* сравнивались паттерны этих систем, представленные в виде стандартных фрактальных деревьев, в симметричных частях одного организма (Исаева и др., 2004; Isaeva et al., 2012). В морфогенезе ветвящихся каналов гастро-васкулярной системы *A. aurita* только два или три начальных шага ветвления стереотипны. По-видимому, строго детерминированы только самые общие морфологические черты развития гастро-васкулярной системы *A. aurita*: 4-лучевая симметрия, формирование восьми ветвящихся и восьми неветвящихся каналов, первые 2–3 шага ветвления. Существенная черта последующего ветвления каналов – вариабельность, ведущая к проявлению флуктуирующей асимметрии. Отчетливо выявляется граница между порядком и хаосом в структурной организации ветвящихся каналов *A. aurita* (Исаева и др., 2004; Isaeva et al., 2006, 2008). Нерегулярное, хаотизированное ветвление каналов гастро-васкулярной системы *A. aurita* – следствие асинхронного и топографически вариабельного развития новых ветвей (Чернышев, Исаева, 2002). Наличие нескольких пар жаберных лепестков у каждой личинки поденки дает обильный материал для анализа флуктуирующей асимметрии дыхательной системы и свидетельствует о нарастающей хаотизации ветвления трахейных деревьев.

Итак, в ходе онтогенеза пространственная и временная вариабельность ветвления возрастает, разрушая радиальную симметрию каждого индивида медузы и билатеральную симметрию каждой личинки поденки.

Фрактальные системы организма – структурная визуализация, запись динамики морфогенетических процессов, включающих элементы хаоса. Каскад бифуркаций в процессе ветвления ведет к нарастанию элементов хаоса, разрушению симметрии организма и проявлениям флуктуирующей асимметрии.

### ДЕТЕРМИНАЦИЯ АСИММЕТРИИ ПРАВОЙ И ЛЕВОЙ СТОРОН ТЕЛА

Различия правой и левой сторон тела билатерально симметричных животных, включающие асимметрию внутренних органов, генетически детерминированы (Minelli, 2003). Органы позвоночных расположены асимметрично не только вдоль передне-задней и дорсовентральной осей, но также и относительно оси, разделяющей левую и правую стороны тела (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009). В разви-



тии млекопитающих лево-правая ось устанавливается последней (Hirokawa et al., 2009). Детерминация различий левой и правой сторон тела млекопитающих вовлекает морфофункциональную асимметрию компонентов двигательной системы клеток (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009). Ключом к выявлению механизма разрушения симметрии левой и правой сторон тела человека послужил синдром Картагенера, при котором аксонемы ресничек и жгутиков лишены динеинового молекулярного мотора, необходимого для подвижности ресничек и жгутиков (Baum, 2006; Hirokawa et al., 2009). Примерно половина пациентов с таким синдромом обладала органами, расположенными в обратной по отношению к норме ориентации (*situs inversus*): детерминация левой и правой сторон оказывалась случайной (Hirokawa et al., 2009).

Так называемый узелок (*nodus*), небольшая ямка, временно формируемая на стадии гастрюлы зародышей млекопитающих по средней линии вентральной поверхности, покрыта эпителием, включающим 200-300 моноцилиарных клеток. Реснички этих клеток подвижны и интенсивно вращаются. Вращение нодальных ресничек по часовой стрелке генерирует направленный влево поток внезародышевой жидкости, и этот поток разрушает симметрию развития правой и левой сторон зародыша (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009). Отсутствие KIF3, моторного белка KIF3 суперсемейства кинезинов, ведет к утрате ресничек (Hirokawa et al., 2009).

Итак, поток направляемой нодальными ресничками жидкости генерирует лево-правую асимметрию, устанавливая градиент внеклеточной молекулярной сигнализации. Гены *nodal* и *lefty*, контролирующие спецификацию лево-правой оси, экспрессируются в левой латеральной пластинке мезодермы. Сигнальная система Nodal требуется для асимметричного морфогенеза кишечника и долей легких; в отсутствие сигнального пути Nodal асимметрия органов теряется. Взаимодействие Nodal/Lefty, по-видимому, амплифицирует малые начальные различия левой и правой сторон (Hirokawa et al., 2009; Schier, 2009).

Исследование различных мутантов мыши показало, что локальный направленный влево поток, генерируемый всего лишь двумя вращающимися ресничками, достаточен для разрушения латеральной симметрии зародыша и инициации асимметрии левой и правой сторон (Shinohara et al., 2012). Эти результаты свидетельствуют о высокой чувствительности системы, способной реагировать на очень слабый направленный поток (Shinohara et al., 2012).

У дрозофилы некоторые внутренние структуры, включая кишечник и гениталии, асимметричны слева и справа. Различия левой и правой сторон тела дрозофилы зависят от одной из моторных молекул немышечного миозина (Baum, 2006). Скрининг мутаций, влияющих на дефекты петли кишечника и расположения генитального диска, выявил связанный с актином мотор Myo31DF, в отсутствие которого эти структуры располагались на противоположной стороне (Baum, 2006). Таким образом, генетически детерминированная лево-правая асимметрия у Bilateria зависит от цепи событий, включающих у позвоночных и дрозофилы морфофункциональную асимметрию компонентов клеточной опорно-двигательной системы.

## МОДУЛЯРНОСТЬ

Для описания относительно независимых, функционально взаимодействующих частей организма введена концепция модуля. Модуль входит в интегрированный комплекс организма и служит единицей в развитии и эволюции (Gould,

2002; Minelli, 2003). Модульность рассматривается как принцип эволюции, в соответствии с которым новые сложные структуры могут создаваться путем комбинаторики уже существующих модулей.

Представление о модулярности процессов онтогенеза базируется на открытии дискретных автономных единиц эмбрионального развития у зародышей морского ежа (Raff, Sly, 2000) и независимости развития определенных частей зародыша, например почки конечности, зачатков зубов (Gilbert, 2006). Диссоциируемые процессы онтогенеза можно представить в виде дискретных блоков, модулей, способных изменяться, мало затрагивая при этом другие события онтогенеза; отдельные элементы развивающегося организма также можно представить в виде дискретных модулей, способных к изменению.

Относительная автономия, модулярность отдельных стадий и процессов развития дает возможность формирования в ходе эволюции животных разнообразных планов строения и типов развития. Модулярность и повторяемость элементов создает основу для дивергенции с сохранением прежних функций и приобретением новых, что служит фундаментом эволюционных изменений любого масштаба. Возможны трансформация, вставка, делеция, замещение ступеней развития, модификация развития относительно времени (гетерохрония) и места (гетеротопия), перенос эволюционных новшеств в другие фазы жизненного цикла (Scholtz, 2008). Определены три основных способа эволюционных преобразований онтогенеза: диссоциация (разобшение) событий и процессов индивидуального развития во времени и пространстве, дубликация, умножение частей с последующей дивергенцией и кооптация существующей черты для выполнения новой структуры или функции (Raff, Sly, 2000). Наиболее известная форма диссоциации – гетерохрония. Умножение (дубликация, полимеризация) гомологичных частей тела выделено в качестве одного из важных принципов эволюционных преобразований плана строения животных Догелем (1954).

Модулями раннего развития могут быть клеточные линии, зародышевые листки, морфогенетические поля как территории генной экспрессии; в более позднем развитии это повторяющиеся стандартные части многих сложных структур, например клетки ресничного шнура личинок, ромбомеры и позвонки у позвоночных (Raff, Sly, 2000; Winther, 2005). Структурно-функциональные модули служат строительными блоками организма: сегменты с осевыми структурами и придатками, более крупные модули (тагмы) членистоногих – торакс, abdomen (Wagner et al., 2005; Winther, 2005). Морфологическое разнообразие в пределах типа членистоногих – следствие варибельности числа сегментов, паттерна тагм, специализации сегментов и их придатков. Холл (Hall, 2000) рассматривает нервный гребень позвоночных как четвертый зародышевый листок. Согласно Холлу, мезодерма и нервный гребень представляют собой вторичные зародышевые листки. Минелли (Minelli 2003) предполагает, что конечности – эволюционные дубликаты основной оси тела, лишённые энтодермы.

Модулярность повсеместна: организм высших животных построен модулярным образом; картирование генотип-фенотип модулярно; механизмы развития включают модулярные единицы, подобные элементам детского конструктора (Kirschner, Gerhart, 2005). В эволюции онтогенезов стандартные части используются неоднократно, новые гены не изобретаются каждый раз при изменении развития, происходит модификация относительно малого числа регуляторных генов (Raff, Sly, 2000).

Полиэмбриония как развитие целого зародыша из одного из ранних бластомеров, т.е. бесполое размножение на ранней эмбриональной стадии, известна у представителей нескольких различных таксонов животного мира (Craig et al., 1997). Для полиэмбрионии характерна многократная повторяемость стадии дробления. Полиэмбриония как вставка бесполого размножения, бластогенеза в процесс раннего развития изменяет процесс эмбриогенеза на стадии дробления и разрушает относительный консерватизм эмбрионального развития.

Пространственная и временная модулярность организмов – важный аспект развития и эволюции. Повторение модулярных структур определяет трансляционную симметрию метамерных организмов и масштабную симметрию биологических фрактальных (точнее, квазифрактальных) структур.

### КАРТИРОВАНИЕ ГЕНОТИПА В СИММЕТРИЮ ОРГАНИЗМА

В ходе оогенеза генная экспрессия картируется в кортикальное морфогенетическое поле, создается внегеномная развертка морфогенетической информации, определяющей пространственно-временной порядок событий раннего развития.

Создаваемая в ходе оогенеза регуляторная информация доносит осевую архитектуру до взрослого организма, определяя его осевой паттерн. Известно, что гены семейства *Hox* контролируют региональные различия генной экспрессии, транслируемые затем в морфологические различия зародыша, сегментацию тела и формирование разнообразия строения сегментов. Например, паттерн зародыша дрозофилы формируется как результат активности каскада генов, устанавливающих план тела вдоль передне-задней и дорсовентральной осей. Градиенты концентрации белковых продуктов *bicoid* и нескольких других материнских *Hox*-генов – детерминантов переднего и заднего конца, спинной и брюшной частей тела – дают информацию геному клеток об их положении в системе зародыша, детерминируя клеточную судьбу. После оплодотворения и прохождения нескольких циклов ядерных делений эти факторы транскрипции перемещается из цитоплазмы в ядра клеток и там взаимодействует с регуляторными последовательностями генов-мишеней. Белковые продукты генов этой ступени регуляторного каскада в свою очередь контролируют активность генов следующих уровней, определяющих сегментацию. Последующий этап этого каскада – детерминация различий между сегментами – зависит от функционирования гомеозисных генов-переключателей комплексов *Antennapedia* и *Bithorax* (Nüsslein-Volhard, 1991; Gilbert, 2006).

Колинеарность пространственного порядка расположения генов *Hox*-кластера вдоль хромосомы и пространственно-временной последовательности их экспрессии по передне-задней оси зародыша, т. е. соответствие между позицией гена в кластере и местом и временем его экспрессии в развивающемся организме, определяет региональные различия вдоль передне-задней оси тела зародыша (Lewis, 1978; Akam, 1998; Minelli, 2003; Manuel, 2009). Колинеарность экспрессии *Hox*-генов формирует основу для создания векторного градиента позиционной информации в процессе индивидуального развития (Akam, 1998). Явление колинеарности *Hox*-генов – единственный однозначный пример отображения, переноса пространственного порядка расположения генов в пространственно-временной порядок их экспрессии и осевой паттерн зародыша.

Функция регионализации, контроля *Hox*-генами осевого паттерна вдоль передне-задней оси показана для представителей всех трех эволюционных ветвей

билатеральных животных и, вероятно, была присуща их общим предкам, Urbilateria. Предполагается, что дупликация предкового кластера генов *ProtoHox* с образованием двух паралогичных генных кластеров *Hox* и *ParaHox* послужила генетической основой возникновения и дивергенции билатеральных трехслойных животных. На основе такой дупликации и выработки механизма упорядоченной активации генов *Hox*-кластера стало возможным построение тела крупных, сложно организованных животных. В ходе эволюции позвоночных произошло увеличение числа *Hox* кластеров в результате нескольких последовательных раундов дупликации всего генома – четырехкратной у наземных позвоночных и многократной в эволюции рыб, с утратой отдельных *Hox*-генов в различных кластерах (Holland, 1999; Minelli, 2003; Davidson, 2006; Корчагина и др., 2010). Кольчатые черви, членистоногие и хордовые обладают кластерами *Hox*-генов, включающих ряд ортологичных генов (Minelli, 2003; Davidson, 2006). Колинеарность не повсеместна: у ряда представителей Ecdysozoa, а также оболочников и иглокожих в той или иной мере утрачена анцестральная организация кластера *Hox*-генов и их функций (Akam, 1998; Minelli, 2003; Manuel, 2009; Корчагина и др., 2010). Тем не менее, организация упорядоченного кластера *Hox*-генов, вероятно, лучший ключ к пониманию осевого плана строения тела. Итак, пространственное расположение (осевая симметрия) *Hox*-генов в кластерах у Annelida, Arthropoda, Chordata картируется в паттерн их экспрессии и осевой паттерн будущего животного (Minelli, 2003).

Генерация осевой полярности билатеральных животных вовлекает также консервативные сигнальные системы Wnt, BMP. Возможно, анимально-вегетативная и дорсовентральная оси возникли в результате дупликации единой анцестральной оси (Manuel, 2009).

В целом картирование генотип-фенотип опосредовано сложными взаимодействиями генных продуктов, клеток и клеточных систем в процессах развития. Связь между генами и фенотипом – сложная нелинейная сеть сигнальных систем и транскрипционных регуляторов (Davidson, 2006). Эта нелинейная цепь событий вовлекает плейотропию, процессы самоорганизации, физические силы и ключевые влияния внешней среды (Wilkins, 2002). Развитие зависит не только от генетической, но и клеточной памяти (Minelli, 2003).

### **ФИЗИЧЕСКИЕ И ТОПОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СТАНОВЛЕНИЯ ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ**

Помимо биологических закономерностей, определяющих направления и ограничения морфогенеза, неизбежны его физические и топологические ограничения. Биологические системы – сложные системы, понимание которых не редуцируемо к основным законам физики и химии, тем не менее, эти законы направляют и ограничивают биологический морфогенез. Общие принципы физики, геометрии и топологии применимы к биологии (Bouligand, 1996; Isaeva et al., 2012). Геометрия зародыша несет информацию, не редуцируемую к другим уровням; механозависимость является важным ограничением в развитии организма (Belousov, 2012).

В соответствии с принципом Пьера Кюри прослеживается зависимость ориентации основных осей организма от векторов физических полей окружения. Симметрия живых организмов определяется симметрией воздействий (Заренков, 2009). Седентарные животные, развивающиеся на одном месте, обладают обычно радиальной симметрией, подобно большинству растений. Гравитация вызывает появление различий между верхней и нижней, дорсальной и вентральной сторо-

нами тела (Вейль, 2003; Гарднер, 2007). У подвижных животных неизбежно появляются особенности строения, отличающие переднюю сторону от задней. Передне-задняя ось соответствует направлению движения, с локализацией рта, мозга, глаз и других сенсорных органов в передней части, тогда как дорсо-вентральная ось ориентирована в соответствии с вектором гравитации, с обращенной к субстрату вентральной стороной (Minelli, 2003; Manuel, 2009). Зеркально-симметричное расположение органов движения дает преимущества для прямолинейного движения, поэтому конечности подчиняются билатеральной симметрии более строго, чем внутренние органы (Вейль, 2003). Возможно, это объясняет вымирание древних билатерий со скользящей симметрией сегментации. Итак, для активного перемещения необходима векторизованность строения тела; ориентация основных осей организма соответствует симметрии физических полей и граничным условиям обитания на разделе физических фаз.

Полярность зародыша устанавливается и без внешних физических воздействий (Заренков, 2009), в биологическом морфогенезе наблюдается и эндогенное возникновение новой симметрии; принцип Кюри действует в периоды нестабильности (Belousov, 2012). При определенных критических, неравновесных условиях действие физических факторов может становиться определяющим либо лимитирующим фактором. Такова роль гравитации в становлении дорсовентральной полярности у амфибий птиц, воздействие градиента освещенности на поляризацию зиготы фукоидных водорослей (Исаева, 1994, 2005). Примером физического влияния, детерминирующего асимметрию правой и левой сторон тела позвоночных животных, служит направляемый биением ресничек векторизованный поток жидкости. Подобная зависимость осевой полярности зародыша в зависимости от вектора физического воздействия демонстрирует импринтинг физических градиентов среды биологической системой в соответствии с принципом П. Кюри: симметрия воздействий содержится в эффектах.

Концепции топологии и фрактальной геометрии были применены нами для интерпретации динамики трансформаций симметрии в эволюции и онтогенезе многоклеточных животных (Isaeva et al., 2008, 2012; Presnov et al., 2010). На субклеточном, клеточном и надклеточном уровнях биологической организации гетерогенное распределение структурных компонентов, ионные потоки и генерируемые ими электрические поля, поля механических натяжений, направленного клеточного движения и т.д. проявляются как скалярные, векторные поля и поля направлений. Например, трансклеточные ионные потоки генерируют электрические поля на клеточном и тканевом уровнях; осевая полярность ооцита и яйца демонстрируется в виде трансклеточного ионного потока, генерирующего внеклеточное электрическое поле (Nuccitelli, 1984). Пространственная организация морфогенетических полей анализируема в топологических терминах, и топологический язык может дать при этом адекватное описание биологического морфогенеза. Неизбежность поляризации яйцевой клетки как возникновение топологической сингулярности векторного поля на сфере следует из теоремы Пуанкаре–Хопфа. Согласно этой теореме, векторное поле на сфере неизбежно имеет, по крайней мере, одну сингулярность – точку с нулевым значением поля. Эта сингулярность разрушает сферическую симметрию поля, поляризуя яйцевую сферу (Presnov et al., 2010; Isaeva et al., 2012).

Ооплазматическую сегрегацию можно рассматривать как отображение, картирование шара на себя же (Presnov et al., 2010). Согласно теореме Брауэра, любое непрерывное отображение шара в само себя имеет фиксированную точку. Фикси-

рованная точка непрерывной деформации яйцевой сферы – это сингулярная точка векторного поля смещения кортикальных компонентов. Таким образом, локальный порядок проникновения спермия и ооплазматической сегрегации связан с интегральным порядком и симметрией яйца.

Дробление зиготы создает паттерн клеточных контактов на поверхности зародыша – дискретное морфогенетическое поле с неизбежно присутствующими сингулярностями. Позиционная информация дискретного морфогенетического поля на поверхности дробящегося зародыша определяется теоремой Гаусса–Бонне как связь между локальным и интегральным порядком. Число соседних клеток какой-либо клетки дискретного морфогенетического поля – локальный порядок этого поля, а общее число вершин, ребер и граней графа этого поля – его интегральный порядок. Теорема Гаусса–Бонне определяет дискретную клеточную кривизну (гауссову кривизну) (Presnov et al., 2010). Если сумма прилегающих граней более 6, кривизна грани становится отрицательной. На поверхности зародыша неизбежно возникают клетки отрицательной и положительной кривизны. Постулирована каузальная связь между отрицательной кривизной поверхности клетки и последующими морфогенетическими клеточными движениями при гастрюляции. По крайней мере, у некоторых животных локализация инвагинации (или иммиграции, погружения клеток) при гастрюляции совпадает с расположением сингулярности отрицательной кривизны, т.е. клетки с высшим значением числа сторон, на вегетативном полюсе, тогда как на анимальном полюсе расположены положительной кривизны (Presnov et al., 2010). Появление бластомеров дробящегося зародыша с различным числом сторон означает разрушение симметрии дискретного морфогенетического поля.

Эволюционные преобразования многоклеточных животных могут быть представлены как топологические модификации эпителиальной поверхности тела. В эволюции Metazoa мы находим несколько топологических трансформаций (Isaeva et al., 2006, 2008, 2012). Возникновение сквозного кишечника – топологическое преобразование важного эволюционного значения, давшее возможность векторизованной дифференциации кишечной трубки и лучшей утилизации питания из окружающей среды. Эпидермальный и кишечный эпителий, эпителий дыхательной системы, целомической системы – пограничные ткани, отделяющие внутреннюю среду организма от наружной окружающей среды. Топологические трансформации поверхности тела в эволюции многоклеточных животных вели к увеличению площади эпителиальной поверхности, что оптимизировало распределение потоков, направленных из внешней среды в организм и из организма во внешнюю среду, служащую источником питания и кислорода и стоком экскретов, и обеспечивало лучшую адаптацию организма к окружению.

Устойчивость любого организма и любой структурной формы основывается на геометрической сущности, морфология стремится к форме предельно устойчивой и инвариантной во времени (Том, 2002). Симметрия порождается не генами; это свойства пространства, времени, материи и энергии (Джан, 2006). Неизбежная топологическая зависимость и ограничения трансформаций симметрии интегрированы, встроены в генетически детерминируемые процессы биологического морфогенеза, который не может быть независим от физической и топологической организации нашего пространства. Таким образом, физический и топологический императив как определенный набор правил ограничивает и направляет морфогенез биологических систем (Isaeva et al., 2008; Presnov et al., 2010).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Помимо таких классических форм симметрии, как поворотная (радиальная), зеркальная (билатеральная) и переносная (трансляционная), в биологическом морфогенезе проявляется масштабная симметрия, включающая и нелинейные преобразования.

Цитоскелетно/моторная система яйцеклетки функционирует как глобальный морфогенетический детерминант, определяющий преобразования симметрии и осевые координаты зародыша. Фундаментальные трансформации симметрии на клеточном уровне в ходе оогенеза и раннего развития животных детерминируют осевые координаты будущего организма, тогда как в ходе последующего развития масштаб трансформаций симметрии уменьшается. Морфогенез ветвящихся эпителиальных каналов порождает флуктуирующую асимметрию, разрушающую радиальную или билатеральную симметрию организма. В процессе фрактального морфогенеза и других проявлений флуктуирующей асимметрии возрастает уровень хаоса.

Повторяемые события в процессах сегментации (трансляционная симметрия) и ветвления каналов фрактальных систем организма (симметрия подобия) контролируются многократной, осциллирующей экспрессией контролируемых их генов или контуров генных сетей, представляя собой эффективный способ морфогенеза на основе относительно небольшой генетической программы. В эволюции использованы многократные повторы генов, модулей генных сетей, генных кластеров и целых геномов. В индивидуальном развитии повторяются некоторые этапы морфогенеза (например, при сегментации, ветвлении дыхательной системы, морфогенезе желез и т. д.), при полиэмбрионии и других типах бесполого размножения – стадии дробления, бластуляции, гастрюляции, и весь процесс бластогенеза. Итерации – эффективный и рациональный способ умножения и последующей дивергенции удачных эволюционных находок, базирующийся на трансляционной симметрии. Неизбежность преобразований симметрии в ходе развития программирована генетически и эпигенетически. Явление коллинеарности *Hox*-генов – единственный однозначный пример отображения, переноса пространственного порядка расположения генов в пространственно-временной порядок их экспрессии и осевой паттерн зародыша и будущего организма, обычно же отображение генотип-фенотип опосредовано сложной нелинейной сетью взаимодействий генных продуктов, клеток и их систем в процессах развития.

Неизбежная зависимость преобразований симметрии от физических, геометрических и топологических свойств пространства встроена, интегрирована в процессы биологического морфогенеза. Физический и топологический императив лимитирует и направляет биологическое формообразование, которое не может быть независимым от физической и топологической организации нашего пространства.

### *Список литературы*

- Беклемишев В.А. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М. С. 385.  
Вейль Г. 2003. Симметрия. М.: УРСС. 192 с.  
Гарднер М. 2007. Этот правый, левый мир. М.: Комкнига. 272 с.

- Джан Р.В. 2006. Филлотаксис: системное исследование морфогенеза растений. М.–Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», Институт компьютерных исследований. 464 с.
- Догель В.А. 1962. Общая паразитология. Л. 464 с.
- Заренков Н.А. 2009. Биосимметрия. М.: Либроком. 320 с.
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных: популяционно-фенетический подход. М.: Наука. 216 с.
- Исаева В.В. 1994. Клетки в морфогенезе. М.: Наука. 224 с.
- Исаева В.В. 2005. Синергетика для биологов. Вводный курс. М.: Наука. 158 с.
- Исаева В.В. 2009. Фрактальные и хаотические паттерны животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 1. С. 199–218.
- Исаева В.В., Каретин Ю.А., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю. 2004. Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе. Владивосток: Дальнаука. 162 с.
- Исаева В.В., Пушина Е.В., Каретин Ю.А. 2006. Изменение морфометрических показателей и фрактальной размерности нейронов спинного мозга в онтогенезе симы *Oncorhynchus masou* // Биология моря. Т. 32. С. 125–133.
- Корчагина Н.М., Бакаленко Н.И., Кулакова М.А. 2010. Нох-кластер и эволюция морфогенезов // Онтогенез. Т. 41. № 5. С. 353–363.
- Стьюарт И. 2007. Какой формы снежинка? Магические числа в природе. М.: Мир книги. 192 с.
- Том Р. 2002. Структурная устойчивость и морфогенез. М.: Логос. 280 с.
- Урманцев Ю.А. 2007. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Комкнига. 232 с.
- Шубников А.В. 1960. Симметрия подобия // Крист. Т. 5. № 4. С. 489–496.
- Чернышев А.В., Исаева В.В. 2002. Формирование хаотических паттернов гастро-васкулярной системы медузы *Aurelia aurita* в онтогенезе // Биология моря. Т. 28. С. 377–381.
- Akam M. 1998. Hox genes: from master genes to micromanagers // *Current Biol.* V. 24. P. 676–678.
- Andres F., Sarrazin A.F., Peel A.D., Averof M. 2012. A segmentation clock with two-segment periodicity in insects // *Science.* V. 336. P. 338–341.
- Baum B. 2006. Left-right asymmetry: Actin-myosin through the looking glass // *Current Biol.* V. 16. P. R502–R504.
- Aulehla A., Pourquié O. 2010. Signaling gradients during paraxial mesoderm development // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2:a000869.
- Belousov L.V. 2012. Self-organization, symmetry and morphomechanics in development of organisms // *Embryology – updates and highlights on classic topics.* Ed. L.A.V. Pereira. InTech: Rijeka. P. 189–210.
- Bouligand Y. 1996. Morphological singularities and macroevolution // *Mem. soc. ital. sci. Natur. mus. civ. stor. natur. Milano.* V. 27. P. 89–94.
- Craig S.F., Slobodkin L.B., Wray G.A., Biermann C.H. 1997. The ‘paradox’ of polyembryony: A review of the cases and a hypothesis for its evolution // *Evol. ecol.* V. 11. P. 127–143.
- Davidson E.H. 2006. The regulatory genome: Gene regulatory networks in development and evolution. San Diego: Academic press. 304 p.



Davies J.A. 2005. Why a book on branching, and why now? / Ed. J.A. Davies. *Branching morphogenesis*. New York: Eurekah.com and Springer Science+Business Media. P. 1–7.

Fleury V., Watanabe T., Nguyen T.-H. et al. 2005. Physical mechanisms of branching morphogenesis in animals: From viscous fingering to cartilage rings branching morphogenesis / Ed. J.A. Davies. New York: Eurekah.com and Springer Science+Business Media. P. 202–234.

Fusco G. 2005. Trunk segment numbers and sequential segmentation in myriapods // *Evol. devel.* V. 7. P. 608–617.

Gilbert S.F. 2006. *Developmental biology*. Sunderland: Sinauer ass. inc. uubl. 751 p.

Goldstein B., Hird S.N. 1996. Specification of the anteroposterior axis in *Caenorhabditis elegans* // *Development*. V. 122. P. 1467–1474.

Gould S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, USA: Harvard univ. press. 1433 p.

Hall B.K. 2000. The neural crest as a fourth germ layer and vertebrates a quadroblastic not triploblastic // *Evol. Develop.* V. 2. P. 3–5.

Hirokawa N., Tanaka Y., Okada Y. 2009. Left-right determination: Involvement of molecular motor KIF3, cilia, and nodal flow // *Cold spring harb. perspect. biol.* V. 1. a000802.

Holland P.W.H. 2001. Beyond the Hox: how widespread is homeobox gene clustering? // *J. anat.* V. 199. P. 13–23.

Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V. 2008. Analysis situs of spatial-temporal architecture in biological morphogenesis // *Progress in mathematical biology research*. Ed. J.T. Kelly. N.-Y.: Nov. sci. publ. P. 141–189.

Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V. 2012. Topological singularities and symmetry breaking in development // *BioSystems*. V. 109. P. 280–298.

Isaeva V.V., Presnov E.V., Chernyshev A.V. 2006. Topological patterns in metazoan evolution and development // *Bull. math. biol.* V. 68. P. 2053–2067.

Johnson M.N., Maro B.A. 1985. A dissection of the mechanisms generating and stabilizing polarity in mouse 8- and 16-cell blastomeres: the role of cytoskeletal elements // *J. embryol. exp. morphol.* V. 90. P. 311–334.

Kirschner M.W., Gerhart J.C. 2005. *The plausibility of life*. New Haven and London: Yale univ. press. 314 p.

Kirschner M., Newport J., Gerhart J. 1985. The timing of early developmental events in *Xenopus* // *Trends genet.* V. 1. P. 41–47.

Kyozuka K. 1993. The mechanism of sperm penetration in starfish // *Bull. mar. biol. stn. Asamushi, Tohoku univ.* V. 19. P. 1–15.

Levine M., Davidson E.H. 2005. Gene regulatory networks for development // *Proc. nat. acad. sci.* V. 102. P. 4936–4942.

Lewis E.B. 1978. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila* // *Nature*. V. 276. P. 565–570.

Lewis J., Yanisch A., Holder M. 2009. Notch signaling, the segmentation clock, and the patterning of vertebrate somites // *J. biol.* V. 8. P. 44.

Li R., Bowerman B. 2010. Symmetry breaking in biology // *Cold spring harb. perspect. biol.* V. 2. a003475.

Mandelbrot B.B. 1983. *The fractal geometry of nature*. N.-Y.: Freeman. 468 p.

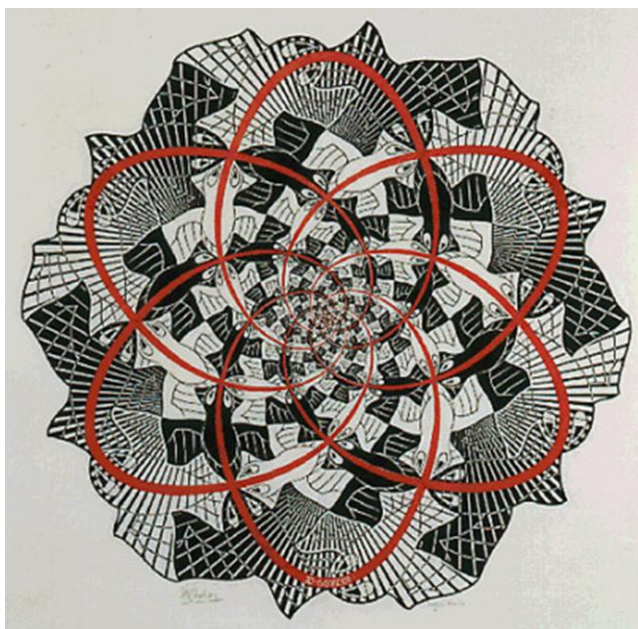
- Manuel M. 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans // *C. r. biol.* V. 332. P. 184–209.
- Metzger R.J., Krasnow M.A. 1999. Genetic control of branching morphogenesis // *Science.* V. 284. P. 1635–1639.
- Minelli A. 2003. The development of animal form. Ontogeny, morphology, and evolution. Cambridge univ. press: Cambridge e a.
- Nuccitelli R. 1984. The involvement of transcellular ion currents and electric fields in pattern formation // *Pattern formation. A primer in developmental biology.* Eds. G.M. Malacinski, S.V. Bryant. London e a.: MacMillan. P. 23–46.
- Nüsslein-Volhard C. 1991. Determination of the embryonic axes of *Drosophila* // *Development. Suppl. 1.* P. 1–10.
- Oates A.C., Morelli L.G., Ares S. 2012. Patterning embryos with oscillations: structure, function and dynamics of the vertebrate segmentation clock // *Development.* V. 139. P. 625–639.
- Presnov E., Isaeva V., Kasyanov N. 2010. Topological determination of early morphogenesis in Metazoa // *Theor. biosci.* V. 129. P. 259–270.
- Pueyo J I., Lanfear R., Couso J.P. 2008. Ancestral Notch-mediated segmentation revealed in the cockroach *Periplaneta Americana* // *Proc. nat. acad. sci. USA.* V. 105. P. 16614–16619.
- Raff R.A., Raff E.C. 2009. Evolution in the light of embryos: seeking the origins of novelties in ontogeny // *Form and function in developmental evolution.* Eds. M.D. Laubichler, J. Maienschein. Cambridge e a.: Cambridge univ. press. P. 83–111.
- Raff R.A., Sly B.J. 2000. Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development // *Evol. devel.* V. 2. P. 102–113.
- Rasskin-Gutman D., Izpisua-Belmonte J.C. 2004. Theoretical morphology of developmental asymmetries // *BioEssays.* V. 26. P. 405–412.
- Rosen J. 2008. *Symmetry Rules.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Sawada T. 1988. The mechanism of ooplasmic segregation in the ascidian egg // *Zool. sci.* V. 5. P. 667–675.
- Schier A.F. 2009. Nodal morphogens // *Cold spring harb. perspect. biol.* 1:a003459
- Scholtz G. 2008. On comparisons and causes in evolutionary developmental biology // *Evolving pathways. Key themes in evolutionary developmental biology.* Eds. A. Minelli, G. Fusco. Cambridge e a.: Cambridge univ. press. P. 144–159.
- Shapiro B.M., Schackman R.W., Gabel C.A. 1981. Molecular approaches to the study of fertilization // *Ann. rev. biochem.* V. 50. P. 815–843.
- Shinohara K., Kawasumi A., Takamatsu A. et al. 2012. Two rotating cilia in the node cavity are sufficient to break left-right symmetry in the mouse embryo // *Nat. commun.* V. 3. P. 622.
- Wagner G.P., Mezey J., Calabretta R. 2005. Natural selection and the origin of modules // *Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems.* Eds W. Callebaut, D. Rasskin-Gutman. The Vienna series in theoretical biology. London: MIT press. P. 33–50.
- Warburton D., Schwarz M., Tefft D. et al. 2000. The molecular basis of lung morphogenesis // *Mech. devel.* V. 92. P. 55–81.
- Weibel E.R. 1991. Fractal geometry – a design principle for living organisms // *Amer. j. physiol.* V. 261 P. 361–369.

Wilkins A.S. 2002. The evolution of developmental pathways. Sunderland, USA: Sinauer.

Winther R.G. 2005. Evolutionary developmental biology meets levels of selection: Modular integration or competition, or both? // Modularity: Understanding the development and evolution of natural complex systems. Eds. W. Callebaut, D. Rasskin-Gutman. The Vienna Ser. in theoretical biology. London: MIT press. P. 61–90.



## БИОГРАФИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ



М. Эшер. Циклический предел IV. 1960, гравюра на дереве



Мудрость существует в единственном числе и имеет точные границы, а глупостей тысячи и все они безграничны.

*Герих Гейне*



**АБЕЛЬ НИЛЬС ХЕНРИК**  
**Abel Niels Henrik**  
**1802–1829**

Абель Нильс Хенрик – норвежский математик. Родился 5 августа 1802 г. близ Ставангера, в семье пастора. В 1821 г. по окончании приходской школы поступил в университет Кристиании (Осло). По окончании университета получил степень кандидата философии. Зимой 1822/23 г. выполнил большую научную работу, посвященную интегрируемости дифференциальных уравнений, и в качестве премии ему была назначена государственная стипендия. В 1825–1927 гг., по окончании университета, Абель совершил путешествие по Европе, познакомился со

многими известными математиками (А. Лежандром, О. Коши и др.). В этот период в математических журналах было напечатано около десятка его статей (в частности, в «Journal für die reine und angewandte Mathematik»), а осенью 1826 г. он представил доклад на заседании Французской Академии наук, посвященный трансцендентным функциям. Вернувшись в Осло весной 1828 г., Абель давал уроки, а вскоре, благодаря усилиям французских математиков, обратившихся к королю Норвегии Бернадоту, получил временно освободившееся место преподавателя в университете.

Умер Абель во Фроланде близ Арендаля 6 апреля 1829 г.

Абель, по словам Ш. Эрмита, «оставил столь богатое наследие математикам, что им будет чем заниматься в ближайшие 500 лет». Самое известное его открытие относится к области алгебры: в 1824 г. он доказал, что алгебраические уравнения 5-й степени и выше в общем случае неразрешимы, а также привел частные типы уравнений, которые имеют такие решения (абелевы группы). Абелю принадлежат фундаментальные результаты в области интегрального исчисления: он изучал интегралы от алгебраических функций, вывел т.н. теорему Абеля о конечном числе независимых интегралов этого рода, развил теорию абелевых интегралов и абелевых функций. Занимался эллиптическими функциями и теорией уравнений.



**АСТАУРОВ  
БОРИС ЛЬВОВИЧ  
1904–1974**

Астауров Борис Львович – биолог, генетик, академик АН СССР (1966), действительный член МОИП<sup>1</sup>, долгие годы возглавлял секцию генетики МОИП. Б.Л. Астауров – одна из наиболее ярких личностей в отечественной биологии. Он оказал огромное влияние на развитие генетики и эмбриологии и оставил неизгладимый след в науке как ученый и как гражданин. Основные труды по проблемам эмбриогенеза, цитогенетике, биологическим основам шелководства. Разработал методы искусственного (термического) партеногенеза и способ получения полного

межвидового андрогенеза у тутового шелкопряда. Для формирования Б.Л. Астаурова как ученого большое значение имело его участие в еженедельных семинарах Института экспериментальной биологии, проходивших под председательством Н.К. Кольцова, и знаменитого «Соор» (т.е. «совместное орание»), организованного в 1924 г. С.С. Четвериковым. Тематика последнего была преимущественно по генетике дрозофилы с обсуждением публикаций последних лет.

После окончания Московского университета в 1927 г. Б.Л. Астауров остался работать в Институте экспериментальной биологии, возглавляемом Н.К. Кольцовым. Свою первую научную работу он начал в отделе генетики, руководимом С.С. Четвериковым. Борис Львович сразу же стал одним из соавторов созданного С.С. Четвериковым нового направления в науке – современной популяционной генетики. Первым объектом исследований Б.Л. Астаурова была мушка дрозофила, у которой он открыл новую мутацию *Drosophila melanogaster*, названную *tetraptera* (четырёхкрылая). Это была одна из первых работ, описывавших гомеозисные мутации у дрозофилы, в последующем сыгравшие ключевую роль в раскрытии молекулярно-генетических механизмов индивидуального развития. В 1930 г. Б.Л. Астауров переехал в Ташкент, где работал в Среднеазиатском научно-исследовательском институте шелководства и шелководения. Там он организовал группу генетики и гибридизации для изучения прикладной генетики и селекции тутового шелкопряда. За пять лет Б.Л. Астауров и возглавляемый им коллектив добились перевода советского шелководства на получение промышленных межпородных гибридов. Он предложил метод получения партеногенетического потомства у тутового шелкопряда, а в дальнейшем и метод андрогенеза. В результате оказалось возможным получать потомство одного пола – либо целиком женского, либо мужского (при андрогенезе). В 1935 г. Б.Л. Астауров возвратился в Москву, в Институт экспериментальной биологии, который позднее был передан в состав Академии наук СССР как Институт цитологии, генетики и эмбриологии. В 1948 г. он был объединен с Институтом эволюционной морфологии

---

<sup>1</sup> Московское общество испытателей природы (до 1917 г. – Императорское Московское общество испытателей природы, Société Impériale des Naturalistes de Moscou, также Société des Naturalistes de l'Université Impériale de Moscou, Société des Naturalistes de Moscou, МОИП) – одно из старейших натуралистических обществ России. Учреждено в 1805 году при Московском Императорском университете. Функционирует по настоящее время.

им. А.Н. Северцова АН СССР. В 1965 г. Б.Л. Астауров возглавил лабораторию экспериментальной эмбриологии им. Д.П. Филатова, а через два года стал директором Института биологии развития АН СССР, который он создал и возглавлял до самой смерти. Институт, созданный Б.Л. Астауровым, стал одной из основных баз возрождения и развития генетики и подготовки специалистов-генетиков. Институт был создан по кольцовскому принципу: собрать в единый комплекс все основные направления в биологии развития – генетику, физиологию, морфологию, биохимию и биофизику развития – с тем, чтобы комплексно, во взаимодействии этих направлений решать ключевые проблемы биологии развития. В целом, работы Б.Л. Астаурова посвящены одной большой проблеме – наследственность и развитие. В этой большой проблеме можно выделить несколько крупных тем, которые он успешно разрабатывал.

Первое направление – фенотипическое проявление генотипа. Борис Львович на основе объективных фактов сделал обобщение о значении случайных событий при реализации генотипа в фенотип. Теперь это положение под названием «стохастические процессы» вошло в учебники и руководства по генетике человека как фактор развития мультифакториальных болезней. Второе тематическое направление работ Б.Л. Астаурова охватывает партеногенез и полиплоидию, их роль в эволюции животных. Третья тема, которую разрабатывал ученый, – это значение ядра и цитоплазмы в развитии. Путем экспериментального андрогенеза и анализа ядерно-цитоплазматических межвидовых гибридов им была доказана существенная роль ядра в морфогенезе, в процессах внутривидовой дифференциации и межвидовых различиях. Четвертое направление экспериментальных работ Б.Л. Астаурова – биологическое действие ионизирующих излучений. К середине 1940-х годов он доказал ядерную природу биологического эффекта рентгеновских лучей. Позже Борис Львович обосновал генетическую теорию лучевой болезни. Борис Львович первым наблюдал у шелкопряда мутации, индуцированные рентгеновским и гамма-излучением.

В начале 1950-х годов в Президиум ЦК КПСС было направлено письмо 66 биологов, в котором содержалась резко отрицательная оценка «деятельности» Т.Д. Лысенко и его сторонников. Б.Л. Астауров был в числе ученых, подписавших это письмо. На Менделевском мемориальном симпозиуме, состоявшемся в 1965 г. в г. Брно в Чехословакии, Б.Л. Астаурову была присуждена большая серебряная Менделевская мемориальная медаль. В 1970 г. он был удостоен золотой медали им. И.И. Мечникова АН СССР по совокупности работ в области экспериментальной генетики и биологии развития. Государство отметило его научные достижения двумя орденами Трудового Красного Знамени, несколькими медалями. Общий список публикаций Б.Л. Астаурова насчитывает около 250 названий на русском, английском, немецком и французском языках.

Умер Б.Л. Астауров в Москве 21 июня 1974 г.

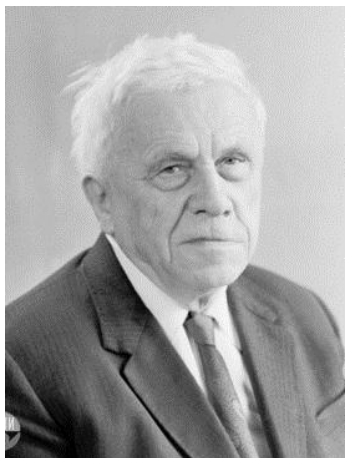




**БЕКЛЕМИШЕВ  
ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ  
1890–1962**

Беклемишев Владимир Николаевич – российский ученый-зоолог, основатель научной школы паразитологов и медицинских энтомологов, автор учения о малярийных ландшафтах, действительный член Академии медицинских наук (1945) и Польской Академии наук (1949), лауреат Сталинской премии (1944, 1952). Учился в Петербургском университете под руководством профессоров В.Т. Шевякова, В.А. Догеля, В.М. Шимкевича и выбрал себе специализацию зоология беспозвоночных. После окончания университета (1913) был оставлен для подготовки к профессорскому званию. В 1918 году он переезжает в Пермь, где занимает должность доцента в только что основанном Пермском университете (с 1920 г. профессор). С 1932 года В.Н. Беклемишев – заведующий энтомологическим отделом Института малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии в Москве, с 1934 г. – профессор кафедры зоологии и сравнительной анатомии Московского университета. В.Н. Беклемишев выполнил классические исследования биологии малярийного комара и других кровососущих членистоногих. Под его руководством была разработана система мер, в результате которых в СССР была практически полностью ликвидирована малярия. В.Н. Беклемишев, будучи крупным специалистом по ресничным червям, показал их значение в ходе эволюции двусторонне-симметричных животных. Как сравнительный анатом, В.Н. Беклемишев был ярчайшим представителем идеалистической морфологии, придающей главное значение плану строения организмов. Конечной целью сравнительной морфологии ученый считал построение естественной системы организмов, представляющей собой закон, согласно которому реализуется многообразие органических форм. Кроме того, В.Н. Беклемишев является автором многочисленных работ по экологии, медицинской энтомологии, сравнительной и эволюционной паразитологии, эпидемиологии.

В.Н. Беклемишев был человеком высочайшей культуры, в подлинниках читал античных авторов и поэтов Возрождения, имел обширные познания в истории и философии, изобразительном искусстве и архитектуре. Будучи глубоко интеллигентным и мягким в общении человеком, В.Н. Беклемишев отличался большим гражданским мужеством и смелостью: он был одним из немногих деятелей Академии медицинских наук, кто оказывал моральную и материальную поддержку семьям невинно арестованных по «делу врачей».



**БЕЛОВ  
НИКОЛАЙ ВАСИЛЬЕВИЧ  
1891–1982**

Белов Николай Васильевич – выдающийся кристаллограф-кристаллохимик. Учился в Первой мужской гимназии г. Варшавы и окончил ее с золотой медалью в 1910 г. В том же году стал студентом металлургического отделения химического факультета Санкт-Петербургского (с 1914 г. Петроградского) политехнического института, где специализировался по электрохимии. Только в 1921 г. он смог завершить учебу в институте, подготовил в лаборатории академика В.А. Кистяковского дипломную работу на тему «О термических коэффициентах гальванических ячеек», защитил ее и получил звание инженера-химика. В 1928–1929 гг., по совместительству, заведовал химической лабораторией Комиссии по изучению Севера (ныне Институт Арктики и Антарктики). Работа в промышленности не удовлетворяла Н.В. Белова. Его больше интересовала наука. В 1928–1932 гг. в журнале «Природа» он опубликовал более 70 научно-популярных статей о достижениях физики и химии. В это время он познакомился с редактором «Природы» академиком А.Е. Ферсманом, который пригласил его в создававшийся Ломоносовский институт геохимии, минералогии и кристаллографии АН СССР. Н.В. Белову поручили изучение основных хибинских минералов – нефелина и апатита. Идея применения нефелина для дубления кожи была доведена им до практической реализации. Затем появились его исследования по использованию нефелина в текстильной, бумажной и деревообрабатывающей промышленности. В 1933 г. Николай Васильевич, по рекомендации А.Е. Ферсмана, был переведен в основной штат Ломоносовского института на должность старшего специалиста отдела геохимии. Исследования апатита (совместно с И.Г. Ченцовым) позволили ему разработать оригинальный промышленный метод извлечения из апатита редкоземельных элементов, основанный на использовании кристаллохимического подхода с учетом тонкой структуры апатита и локализации в ней извлекаемых компонентов. В конце 1935 г. Н.В. Белов переехал в Москву в связи с переездом в 1934 г. Академии наук СССР и ее учреждений из Ленинграда. Здесь он, увлекшийся к тому времени кристаллохимией, перешел из отдела геохимии Ломоносовского института в лабораторию кристаллографии, которую возглавлял А.В. Шубников. Кристаллохимическое направление стало основным в трудах Николая Васильевича. Им была создана общая теория структур, основывающаяся на рассмотрении свойств плотнейших упаковок из шаров с разными, но не более 2–4 размеров диаметрами, явившаяся своеобразным продолжением работ знаменитого Е.С. Федорова по стереоэдрам. В период 1934–1941 гг. под руководством и при непосредственном участии Н.В. Белова создавались два кристаллохимических музея: в Ленинградском горном институте и в Лаборатории кристаллографии АН СССР (ныне Институт кристаллографии им. А.В. Шубникова). Модели структуры минералов, созданные Н.В. Беловым, получили заслуженное признание и обеспечили перестройку преподавания минералогии на структурной основе. Его работы по теории плотнейших шаровых упа-

ковок и применению их к описанию строения неорганических кристаллических веществ принесли ему вскоре и мировое признание. С использованием идеи Л. Полинга о полиэдрах он развил единый подход к наглядному изображению и построению моделей атомных структур кристаллов, создал метод исследования атомного строения твердых тел по рентгеновским дифракционным данным. Диссертация Н.В. Белова послужила основой для написания монографии «Структура ионных кристаллов и металлических фаз» (1947), широко известной «синей книги», долгое время остававшейся единственной энциклопедией по строению минералов. С 1946 г. началась педагогическая деятельность Н.В. Белова, когда он стал заведующим кафедрой кристаллографии Горьковского государственного университета (оставался в этой должности до 1961 г.). За достижения в изучении атомной структуры кристаллов Н.В. Белов был избран 23 октября 1953 г. действительным членом АН СССР по Отделению геолого-географических наук (кристаллохимия, структурная минералогия и геохимия). В том же году он стал профессором кафедры кристаллографии и кристаллохимии геологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), а позднее ее заведующим (с 1961 г.) и оставался им до конца жизни. В 1955 г. Н.В. Белов обобщил свой «классный метод» на черно-белую «шубниковскую симметрию» и вместе с Н.Н. Нероновой и Т.С. Смирновой (Кунцевич) вывел 1651 шубниковскую группу симметрии. В 1956 г. предложил новый вид симметрии, а именно цветную симметрию, которую сейчас принято называть «беловской», и вывел группы этой симметрии. В 1961 г. цветная симметрия была расширена до цветной антисимметрии. В 1954 г. Н.В. Белова избрали членом Исполкома Международного союза кристаллографов. С 1957 г. по 1963 г. он был вице-президентом этого союза, а с 1966 г. по 1969 г. – президентом. После создания в 1955 г. Национального комитета советских кристаллографов он стал его первым председателем и оставался на этом посту до конца жизни.

Трудно указать область кристаллографии, где труды Николая Васильевича не оставили бы своего следа. Им написаны статьи по морфологии кристаллов, полиморфизму, фазовым переходам, росту кристаллов, строению стекла. Но главным были исследования закономерностей атомного строения кристаллов, основу которых составляли экспериментальный рентгеноструктурный, а позднее и нейтронографический анализ строения минералов и синтетических соединений. На этом фундаменте он строил современную кристаллохимию силикатов, привлекавших его внимание не только сложностью своих атомных узоров, но и громадным значением их в природе и промышленности. Результаты этих исследований были изложены в монографии «Кристаллохимия силикатов с крупными катионами» (1961). Проблеме инвентаризации типов кремнекислородных радикалов была посвящена его работа «Новый инвентарь бесконечных в одном измерении кремнекислородных и близких радикалов» (1963), в которой он пополнил систематику кремнекислородных цепей и лент. Он также выявил генетические связи цепь–лента–слой–каркас для разных типов силикатных сочленений и показал, как эти связи реализуются при структурных преобразованиях в земной коре. Идеи Н.В. Белова привели к коренному пересмотру основных положений минералогии, геохимии и кристаллохимии силикатов. Уже после смерти Н.В. Белова были опубликованы «Очерки по теоретической минералогии» (1982), написанные им в соавторстве с В.В. Банакиным и А.А. Годовиковым, в которых рассмотрены свойства химических элементов и химические связи, систематика минералов, строение, свойства и генезис простых веществ, халькогенидов и оксидов. Н.В. Белову при-

надлежат многие фундаментальные результаты в развитии современного учения о симметрии, а как известно, теория симметрии лежит в основе кристаллографии. В 1986 г. была издана его книга «Очерки по структурной кристаллографии и федоровским группам симметрии». Всего же Н.В. Беловым опубликовано более полутора тысяч научных работ, в том числе 15 монографий. Под руководством Н.В. Белова защищено более 150 кандидатских и докторских диссертаций. Им создана большая научная школа отечественных кристаллохимиков. Вслед за научным наследием знаменитого академика Е.С. Федорова — это крупнейшая школа структурно-геометрического мышления. Н.В. Белов участвовал во многих международных совещаниях и конференциях. Начиная с 1952 г. был участником всех международных кристаллографических конгрессов, его яркие и образные доклады всегда имели большой успех в любой аудитории, чему способствовало владение, в совершенстве, английским, французским, немецким и польским языками. Он был главным редактором журнала «Кристаллография» (1956–1982 гг.), членом редколлегии журнала «Известия АН СССР. Неорганические материалы», Журнала структурной химии и журнала «Записки Всесоюзного минералогического общества». Н.В. Белов являлся членом Комитета по Ленинским и Государственным премиям СССР в области науки и техники при Совете Министров СССР (1957–1982 гг.), членом бюро Отделения физико-химии и технологии неорганических материалов АН СССР (1963–1976 гг.), членом нескольких научных и ученых советов, председателем ряда комиссий. Минералогические общества СССР, США, Англии, Франции и Геологическое общество ГДР избрали его своим почетным членом. Он был избран иностранным членом Польской академии наук (1977 г.) и почетным доктором Вроцлавского университета (1975 г.). Правительство высоко оценило трудовые заслуги Н.В. Белова, присвоив ему высокое звание Героя Социалистического Труда (1969 г.), наградив четырьмя орденами Ленина (1961 г., 1969 г., 1971 г., 1981 г.), орденом Октябрьской Революции (1975 г.) и орденом Трудового Красного Знамени (1953 г.). Он лауреат Сталинской (Государственной) премии 1-й степени за научные труды по атомной структуре кристаллов (1952 г.) и Ленинской премии за цикл работ по структурной минералогии (1974 г.). Н.В. Белову были вручены медали «За оборону Москвы» (1944 г.), «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» (1946 г.), «В память 800-летия Москвы» (1948 г.), «За трудовую доблесть» (1967 г.) и «За доблестный труд. В ознаменование 100-летия со дня рождения В.И. Ленина» (1970 г.). Президиумом АН СССР ему присуждена Премия им. Е.С. Федорова за книгу «Структура ионных кристаллов» (1948 г.) и Большая золотая медаль им. М.В. Ломоносова за совокупность работ в области кристаллографии (1965 г.).

Скончался Николай Васильевич Белов 6 марта 1982 г. в Москве. Похоронен на Троекуровском кладбище.

В честь Н.В. Белова назван минерал «беловит» из класса фосфатов, открытый в 1954 г. в нефелиновых сиенитах. Начиная с 1982 г. ежегодно проводятся научные чтения, посвященные его памяти.



## **БОРН МАКС**

**Born Max**

**1882–1970**

Борн Макс – немецкий и британский физик-теоретик и математик, один из создателей квантовой механики. Лауреат Нобелевской премии по физике (1954). Член ряда научных обществ мира, в том числе иностранный член Академии наук СССР (1934).

Борн является автором фундаментальных результатов в квантовой теории: он стал одним из основоположников матричной механики, предложил вероятностную интерпретацию волновой функции Шредингера, внес существенный вклад в квантовую теорию рассеяния (борновское приближение) и так далее. Занимался проблемами динамики кристаллических решеток, термодинамикой и кинетической теорией твердых тел, жидкостей и газов, теорией относительности, теорией упругости. Применял идеи квантовой механики к задачам из различных разделов науки (строение атомов и молекул, физика твердого тела и другие), предпринял попытку построения нелинейной электродинамики (теория Борна – Инфельда). В Геттингене и Эдинбурге Борн создал крупные научные школы, выступал с публикациями по философским и социальным проблемам науки.

После Второй мировой войны стал одним из основателей и активных участников движения ученых за мир.

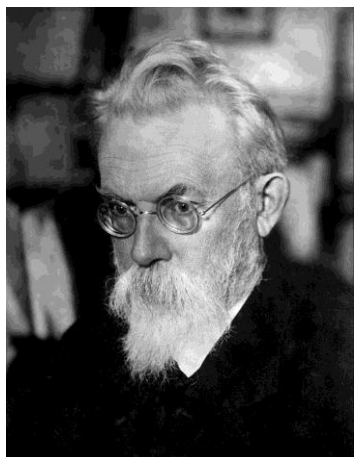


**ВЕЙЛЬ ГЕРМАН**  
**Weyl Hermann**  
**1885–1955**

Вейль Герман – немецкий математик. Родился 9 ноября 1885 г. в Эльмсхорне (Шлезвиг-Гольштейн) недалеко от Гамбурга. В 1903 г. окончил гимназию, директором которой был двоюродный брат Д. Гильберта. Поступил в Геттингенский университет, записался на курс лекций по квадратуре круга и понятию числа, который читал Гильберт. В 1908 г. окончил университет, получил степень доктора философии. Работал в Геттингенском университете. В 1913 г. стал профессором Высшего технического училища в Цюрихе и сотрудником А. Эйнштейна. В 1930 г. вернулся в Геттингенский университет, позднее работал у Ф. Клейна и А. Зоммерфельда. В 1934 г. эмигрировал в США, получив приглашение в Принстонский институт фундаментальных исследований. В 1939 г. стал гражданином США. В 1955 г. вышел в отставку.

Первые работы Вейля посвящены тригонометрическим рядам, рядам по ортогональным функциям и почти периодическим функциям (почти периодические функции Вейля). Затем занялся теорией функций комплексного переменного, впервые дал строгое построение тех разделов этой теории, в основе которых лежит понятие римановой поверхности. В области дифференциальных и интегральных уравнений Вейль создал спектральную теорию дифференциальных операторов. В аддитивной теории чисел используются так называемые суммы Вейля, в аналитической теории чисел – открытая им равномерность распределения дробных долей многочленов и методы, которые были разработаны при доказательстве этого факта. Широко известны и имеют множество приложений работы Вейля по теории непрерывных групп и их представлений с применениями к проблемам геометрии и физики. При помощи методов теории групп им были получены результаты, имеющие прямое отношение к теории атомных спектров. Вейль был членом Национальной Академии наук в Вашингтоне. В 1937 г. за работы по геометрии и теории групп получил Международную премию им. Лобачевского.

Умер Вейль в Цюрихе 8 декабря 1955 г.



**ВЕРНАДСКИЙ  
ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ  
1863–1945**

Вернадский Владимир Иванович – русский советский ученый-естествоиспытатель, мыслитель и общественный деятель конца XIX – первой половины XX века. Академик Санкт-Петербургской академии наук, Российской академии наук, Академии наук СССР, один из основателей и первый президент Украинской академии наук. Создатель научных школ. Один из представителей русского космизма; создатель науки биогеохимии. В круг его интересов входили геология, почвоведение, кристаллография,

минералогия, геохимия, радиогеология, биология, палеонтология, биогеохимия, метеоритика, философия и история. Кроме того, он занимался организаторской научной и общественной деятельностью. Лауреат Сталинской премии первой степени (1943).

В 1897 г. В.И. Вернадский защитил докторскую диссертацию в Петербургском университете; в 1890 г. по приглашению профессора А.П. Павлова стал приват-доцентом кафедры кристаллографии и минералогии Императорского Московского университета. С 1898 г. работал профессором минералогии в Московском университете. Был автором курсов лекций и учебников по минералогии и кристаллографии. В 1911 г. В.И. Вернадский, в знак солидарности с увольняемыми по политическим мотивам профессорами, подал в отставку. Научная работа В.И. Вернадского оказала значительное влияние на развитие наук о Земле, на естественнонаучное мировоззрение в целом, на становление и развитие академий наук России и Украины. В 1906 году В.И. Вернадский был избран действительным членом-адыонктом Императорской Санкт-Петербургской академии наук. В том же году его избрали членом Государственного совета от Академии наук и университетов, но он вышел из него из-за отпуска Государственной думы I созыва. В 1908 году избран уже экстраординарным академиком в Академию наук и вторично – в Государственный совет. Был командирован во Францию и Великобританию. В.И. Вернадский проводил большую работу по организации экспедиций и созданию лабораторной базы по поискам и изучению радиоактивных минералов. В.И. Вернадский одним из первых понял огромную важность изучения радиоактивных процессов для всех сторон жизни общества. Ход исследований радиоактивных месторождений был отражен в «Трудах Радиевой экспедиции Академии наук», в основном это были экспедиции на Урал, в Предуралье, на Байкал, в Забайкалье, на Туя-Муюнское месторождение в Ферганской области (1915–1916) и Кавказ, но В.И. Вернадский указывал на необходимость подобных исследований и в южных регионах, в особенности на побережьях Черного и Азовского морей. Он считал, что для успешной работы должны быть организованы постоянные исследовательские станции. Читал курс геохимии в Киевском университете. В 1919 году он переехал в Симферополь. До 1921 года работал профессором, с 1920 года ректором Таврического университета в Симферополе. В середине марта 1921 года семья Вернадских вернулась в Петроград. В.И. Вернадский возглавлял Метеорит-

ный отдел Минералогического музея в Петрограде (1921–1939), Радиохимическую лабораторию и КЕПС (Комиссия по изучению естественных производственных сил России; внесла огромный вклад в геологическое изучение Советского Союза и создание его независимой минерально-сырьевой базы. В.И. Вернадский был ее председателем в 1915–1930 годах. Кроме того, Владимир Иванович являлся одним из создателей плана ГОЭЛРО). Ему удалось организовать экспедицию Л.А. Кулика в Сибирь, на место упавшего в 1908 году Тунгусского метеорита.

14 июля 1921 года Вернадского арестовали и привезли в тюрьму на Шпалерную. На следующий день на допросе он понял, что его пытаются обвинить в шпионаже. К удивлению охранников, Вернадский был освобожден. Чуть позднее выяснилось, что Карпинский и Ольденбург послали телеграммы Ленину и Луначарскому, после чего Семашко и помощник Ленина Кузьмин распорядились освободить Вернадского.

Вернадский участвовал в создании в январе 1922 года Радиевого института, который возглавлял по 1939 год. Институт был сформирован путем объединения всех имевшихся к тому времени в Петрограде радиологических учреждений.

В плане научного руководства новому институту были подчинены радиевый рудник и недавно созданный завод в Бондюге (Татарстан). На этом заводе В.Г. Хлопным и М.А. Пасвик в декабре 1921 года были получены первые в России высокообогащенные препараты радия. Комплексный подход к проблеме радиоактивности, характерный для основателей института – академиков Вернадского и Хлопина, предопределил комплексную структуру института, основанную на сочетании физических, химических и радиогеохимических исследований.

В период с 1922 по 1926 год Вернадский был командирован во Францию для чтения курса геохимии в Сорбонне. Работал в Музее естественной истории и Институте Кюри, где исследовал паризий – вещество, ошибочно принятое за новый радиоактивный элемент. В Париже на французском языке вышел его фундаментальный труд «Геохимия». По возвращении в 1926 году продолжил творческую самостоятельную работу. Сформулировал концепцию биологической структуры океана. Согласно этой концепции, жизнь в океане сконцентрирована в «пленках» – географических пограничных слоях различного масштаба. В 1927 году организовал в Академии наук СССР Отдел живого вещества. Однако термин «живое вещество» он употреблял в смысле, отличном от работ О.Б. Лепешинской, – как совокупность живых организмов биосферы.

С 1930 года В.И. Вернадский уже не может выехать за рубеж даже за свой счет, несмотря на вызов Парижского университета. В те времена, видя Вернадского на свободе, многие недоумевали – как он уцелел в годы репрессий? Причин несколько. Вернадский (а также Ферсман, Карпинский) обладали колоссальным практическим и теоретическим опытом в геологии, а недра – это валюта. И вторая причина – даже в те трагические времена у Вернадского находились заступники. К 75-летию Вернадского вышел под редакцией Ферсмана сборник (в двух томах) «Академику В.И. Вернадскому в честь пятидесятилетия научной и педагогической деятельности». В годы политических репрессий В.И. Вернадский ушел со всех административных постов, оставаясь только научным консультантом (чтобы не участвовать в «чистках»). В это же время он был избран членом геолого-географического, химического, физико-математического отделений Академии наук.

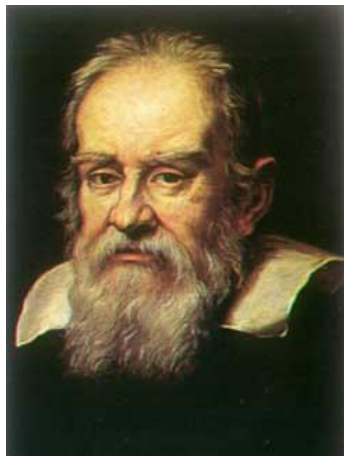
В.И. Вернадский при жизни опубликовал 473 научные работы. Основал новую науку – биогеохимию и внес огромный вклад в геохимию. С 1927 года до самой



смерти занимал должность директора Биогеохимической лаборатории при Академии наук СССР. Был учителем целой плеяды советских геохимиков. Из философского наследия Вернадского наибольшую известность получило учение о ноосфере; он считается одним из основных мыслителей направления, известного как русский космизм.

Летом 1940 года по инициативе Вернадского начались исследования урана для получения ядерной энергии. С началом войны он был эвакуирован в Казахстан, где создал свои книги «О состояниях пространства в геологических явлениях Земли. На фоне роста науки XX столетия» и «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения». В 1943 году к 80-летию со дня рождения «за многолетние выдающиеся работы в области науки и техники» В.И. Вернадский был удостоен Сталинской премии первой степени. В конце 1943 года В.И. Вернадский вернулся из Казахстана в Москву.

25 декабря 1944 года у него произошел инсульт. Владимир Иванович Вернадский скончался 6 января 1945 года в Москве. Похоронен на Новодевичьем кладбище.



## ГАЛИЛЕЙ ГАЛИЛЕО

Galilei Galileo

1564–1642

Галилей Галилео – итальянский физик, механик, астроном, философ и математик, оказавший значительное влияние на науку своего времени. Он первым использовал телескоп для наблюдения небесных тел и сделал ряд выдающихся астрономических открытий. Галилей – основатель экспериментальной физики. Своими экспериментами он убедительно опроверг умозрительную метафизику Аристотеля и заложил фундамент классической механики. При жизни был известен как активный сторонник гелиоцентрической системы мира, что

привело Галилея к серьезному конфликту с католической церковью. Галилей по праву считается основателем не только экспериментальной, но – в значительной мере – и теоретической физики. В своем научном методе он осознанно сочетал продуманный эксперимент с глубоким осмыслением и обобщением его результатов и лично провел ряд таких исследований. Иногда из-за недостатка научных данных Галилей ошибался (например, в вопросах о форме планетных орбит, природе комет или причинах приливов), но в подавляющем большинстве случаев его метод приводил к цели. Характерно, что Кеплер, располагавший более полными и точными данными, чем Галилей, сделал правильные выводы в тех случаях, когда Галилей ошибался.



**ГАЛУА ЭВАРИСТ**  
**Galois Evariste**  
**1811–1832**

Галуа Эварист – выдающийся французский математик, основатель современной высшей алгебры. Он заложил основы современной алгебры, вышел на такие фундаментальные понятия, как группа (Галуа первым использовал этот термин, активно изучая симметрические группы) и поле (конечные поля носят название полей Галуа). Открытия Галуа положили начало новому направлению – теории абстрактных алгебраических структур. Радикальный революционер-республиканец, он был застрелен на дуэли в Париже в возрасте двадцати лет.

За 20 лет жизни и 4 года увлечения математикой Галуа успел сделать открытия, ставящие его на уровень крупнейших математиков XIX века. Галуа исследовал проблему нахождения общего решения уравнения произвольной степени, то есть задачу выражения его корней через коэффициенты с использованием только арифметических действий и радикалов. Нильс Абель несколькими годами ранее доказал, что для уравнений степени 5 и выше решение «в радикалах» невозможно; однако Галуа продвинулся намного дальше. Он нашел необходимое и достаточное условие для того, чтобы корни уравнения допускали выражение через радикалы. Но наиболее ценным был даже не этот результат, а те методы, с помощью которых Галуа удалось его получить.

Работы Галуа, немногочисленные и написанные сжато, поначалу остались не поняты современниками. Огюст Шевалье и младший брат Галуа, Альфред, послали последние работы Галуа Гауссу и Якоби, но ответа не дождались. Только в 1843 году открытия Галуа заинтересовали Лиувилля, который опубликовал и прокомментировал их (1846). Открытия Галуа произвели огромное впечатление и положили начало новому направлению – теории абстрактных алгебраических структур. Следующие 20 лет Кэли и Жордан развивали и обобщали идеи Галуа, которые совершенно преобразили облик всей математики.



## ГАУСС КАРЛ ФРИДРИХ Gauss Carl Friedrich 1777–1855

Гаусс Карл Фридрих – немецкий математик, астроном и физик. Родился 30 апреля 1777 г. в Брауншвейге. В 1788 г. при поддержке герцога Брауншвейгского Гаусс поступил в закрытую школу Коллегиум Каролиnum, а затем в Геттингенский университет, где обучался с 1795 по 1798 г. В 1796 г. Гауссу удалось решить задачу, не поддававшуюся усилиям геометров со времен Евклида: он нашел способ, позволяющий построить с помощью циркуля и линейки правильный 17-угольник. На самого Гаусса этот результат

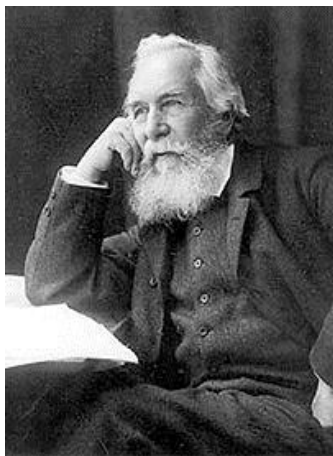
произвел столь сильное впечатление, что он решил посвятить себя изучению математики, а не классических языков, как предполагал вначале. В 1799 г. защитил докторскую диссертацию в университете Хельмштадта, в которой впервые дал строгое доказательство т.н. основной теоремы алгебры, а в 1801 г. опубликовал знаменитые «*Арифметические исследования*» (*Disquisitiones arithmeticae*), считающиеся началом современной теории чисел. Центральное место в книге занимает теория квадратичных форм, вычетов и сравнений второй степени, а высшим достижением является закон квадратичной взаимности – «золотая теорема», первое полное доказательство которой привел Гаусс.

В январе 1801 г. астроном Дж. Пьяцци, составлявший звездный каталог, обнаружил неизвестную звезду 8-й величины. Ему удалось проследить ее путь только на протяжении дуги  $9^\circ$  ( $1/40$  орбиты), и возникла задача определения полной эллиптической траектории тела по имеющимся данным, тем более интересная, что, по-видимому, на самом деле речь шла о давно предполагаемой между Марсом и Юпитером малой планете. В сентябре 1801 г. вычислением орбиты занялся Гаусс, в ноябре вычисления были закончены, в декабре опубликованы результаты, а в ночь с 31 декабря на 1 января 1802 г. известный немецкий астроном Ольберс, пользуясь данными Гаусса, нашел планету (ее назвали Церерой). В марте 1802 г. была открыта еще одна аналогичная планета – Паллада, и Гаусс тут же вычислил ее орбиту. Свои методы вычисления орбит он изложил в знаменитой «*Теории движения небесных тел*» (*Theoria motus corporum coelestium*, 1809). В книге описан использованный им метод наименьших квадратов, и по сей день остающийся одним из самых распространенных методов обработки экспериментальных данных. В 1807 г. Гаусс возглавил кафедру математики и астрономии в Геттингенском университете, получил должность директора Геттингенской астрономической обсерватории. В последующие годы занимался вопросами теории гипергеометрических рядов (первое систематическое исследование сходимости рядов), механических квадратур, вековых возмущений планетных орбит, дифференциальной геометрий.

В 1818–1848 гг. в центре научных интересов Гаусса находилась геодезия. Он проводил как практические работы (геодезическая съемка и составление детальной карты Ганноверского королевства, измерение дуги меридиана Геттинген – Альтона, предпринятое для определения истинного сжатия Земли), так и теорети-

ческие исследования. Им были заложены основы высшей геодезии и создана теория т.н. внутренней геометрии поверхностей. В 1828 г. вышел в свет основной геометрический трактат Гаусса «*Общие исследования относительно кривых поверхностей*» (*Disquisitiones generales circa superficies curvas*). В нем, в частности, упоминается поверхность вращения постоянной отрицательной кривизны, внутренняя геометрия которой, как потом обнаружилось, является геометрией Лобачевского. Исследования в области физики, которыми Гаусс занимался с начала 1830-х годов, относятся к разным разделам этой науки. В 1832 г. он создал абсолютную систему мер, введя три основные единицы: 1 сек, 1 мм и 1 кг. В 1833 г. совместно с В. Вебером построил первый в Германии электромагнитный телеграф, связывавший обсерваторию и физический институт в Геттингене, выполнил большую экспериментальную работу по земному магнетизму, изобрел униполярный магнитометр, а затем бифилярный (также совместно с В. Вебером), создал основы теории потенциала, в частности сформулировал основную теорему электростатики (теорема Гаусса – Остроградского). В 1835 г. создал магнитную обсерваторию при Геттингенской астрономической обсерватории. В 1840 г. разработал теорию построения изображений в сложных оптических системах. В 1845 г. университет поручил Гауссу реорганизовать фонд поддержки вдов и детей профессоров. Гаусс не только отлично справился с этой задачей, но и попутно внес важный вклад в теорию страхования. 16 июля 1849 г. Геттингенский университет торжественно отметил золотой юбилей диссертации Гаусса. В юбилейной лекции ученый вернулся к теме своей диссертации, предложив четвертое доказательство основной теоремы алгебры.

Умер Гаусс в Геттингене 23 февраля 1855 г.



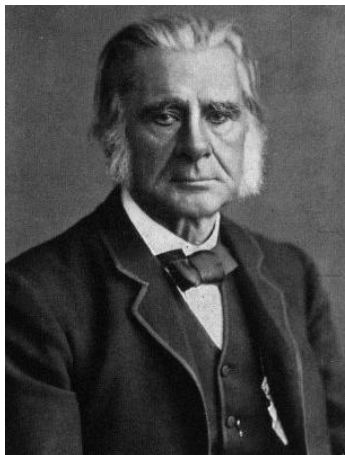
## ГЕККЕЛЬ ЭРНСТ ГЕНРИХ Haeckel Ernst Heinrich Philipp August 1834–1919

Геккель Эрнст Генрих Филипп Август – немецкий естествоиспытатель и философ. Автор терминов питекантроп, филогенез и экология. В молодости начиная с 1852 г. изучал медицину и естествознание в Берлинском, Вюрцбургском и Венском университетах. В 1858 году сдал экзамен и получил диплом врача, хотя медицинской практикой позже никогда не занимался. В это время более всего его интересуют исследования живой природы, в первую очередь зоология и сравнительная микроскопическая анатомия. В 1859 году Геккель участвовал в научной экспедиции в Италию, во время которой во Флоренции он приобрел мощный микроскоп в мастерской известного натуралиста и оптика Амичи. Во время итальянской поездки Геккель знакомится с Германом Аллмерсом, чьи взгляды произвели на Геккеля неизгладимое впечатление. Вскоре Геккель занялся изучением морского планктона в Мессинском проливе. Исследования велись в течение шести месяцев с помощью нового микроскопа. В результате было обнаружено 120 новых видов радиолярий. Данное направление исследований стало для него одним из основных до конца жизни. Во времена Геккеля было известно несколько сотен видов радиолярий, современной науке – более 5000. Эрнст Геккель представил доклад по теме радиолярий в 1860 году, на тридцать пятом съезде Общества немецких естествоиспытателей и врачей. В 1862 году, в возрасте двадцати восьми лет, Геккель был назначен адъюнкт-профессором, позже приват-доцентом в университете Йены. С 1865 по 1909 год Геккель был профессором Йенского университета. Сильнейшее воздействие на Геккеля оказали дарвиновские идеи. В 1863 г. он выступил с публичной речью о дарвинизме на заседании Немецкого научного общества, а в 1866 г. вышла его книга «Общая морфология организмов» (*Generelle Morphologie der Organismen*). Спустя два года появилась «Естественная история миротворения» (*Natürliche Schöpfungsgeschichte*; русский перевод – 1914), где развиваемый им эволюционный подход излагался в более популярной форме, а в 1874 г. Геккель опубликовал работу «Антропогения или История развития человека» – (*Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*; русский перевод 1919 г.) – первое в истории всестороннее исследование, в котором обсуждались проблемы эволюции человека.

Геккель разработал теорию происхождения многоклеточных (так называемая теория гастреи) (1866), сформулировал биогенетический закон, согласно которому в индивидуальном развитии организма как бы воспроизводятся основные этапы его эволюции, построил первое генеалогическое древо животного царства. Теория гастреи принесла ему известность и признавалась большинством ученых до сравнительно недавнего времени. В настоящее время эволюционисты, наряду с теорией гастротриции, рассматривают как хорошо обоснованную теорию фагоцителлы, предложенную И.И. Мечниковым в 1879–1886 гг., а также теорию синзооспо-

ры и первичной седентарности многоклеточных, разработанную А.А. Захваткиным, и другие.

Продолжая свои зоологические исследования в лаборатории и в ходе экспедиций на остров Мадейра, на Цейлон, в Египет и Алжир, Геккель публикует монографии по радиоляриям, глубоководным медузам, сифонофорам, глубоководным рыбам-удильщикам, а также свой последний систематический труд – внушительную «Систематическую филогению» (*Systematische Philogenie*, 1894–1896; русский перевод – 1899 г.). Для зоологических исследований предпринимал поездки на Гельголанд и в Ниццу, работал в Неаполе и Мессине. Путешествовал в Лиссабон, на Мадейру, Тенерифе, Гибралтар, в Норвегию, Сирию и Египет, на Корсику, Сардинию и Цейлон. Геккель был одним из первых германских зоологов, поддержавших теорию Дарвина. Опираясь на эту теорию и на данные эмбриологии, Геккель сделал попытку дать рациональную систему животного царства, основанную на филогенезе животных. Особенное внимание обратил Геккель на важное значение истории развития индивидуального, или онтогенеза, для вопроса о происхождении самого вида, или его филогении. Геккель представил генеалогию растительного царства, начиная от самых простейших форм, протистов, до сростолепестных, считааемых за самые развитые и совершенные формы.



**ГЕКСЛИ ТОМАС ГЕНРИ**  
**Huxley Thomas Henry**  
**1825–1895**

Гексли (Хаксли) Томас Генри – английский зоолог, популяризатор науки и защитник эволюционной теории Чарлза Дарвина (за свои яркие полемические выступления он получил прозвище «Бульдог Дарвина»). Член (в 1883–1885 годы – президент) Лондонского Королевского общества. В 1890 году награжден почетной Медалью Карла Линнея за продолжение линнеевских традиций в современной биологии. Иностраннный член-корреспондент Петербургской академии наук (1864).

Исследовательские интересы Гексли были связаны со сравнительной анатомией и возможностями ее эволюционной интерпретации. Наиболее известны его дебаты с Ричардом Оуэном по вопросу о степени анатомической близости человекообразных обезьян и человека (иллюстрация с фронтисписа его работы о месте человека в природе на долгие годы стала популярным символом дарвиновской теории и прототипом для многих подобных иллюстраций и карикатур). Томас Гексли отстаивал независимость профессиональной науки, построенной на принципах материализма. Для описания своего отношения к господствовавшим в его время религиозным верованиям он ввел термин «агностицизм».

Гексли был основателем целой династии выдающихся английских ученых и деятелей культуры. Его внуками были писатель Олдос Хаксли, сэр Джулиан Хаксли (известный биолог-эволюционист, первый генеральный директор ЮНЕСКО и основатель Всемирного фонда дикой природы) и сэр Эндрю Хаксли (физиолог и нобелевский лауреат).

Епископ Оксфордский Сэмюэл Уилберфорс был одним из противников Дарвина. В июне 1860 года, выступая в Британском научном форуме, он назвал «Происхождение видов» дурно написанной книгой. В конце выступления епископ спросил Томаса Гексли, одного из сторонников Дарвина, по какой линии – дедушки или бабушки – тот происходит от обезьяны. Позже Гексли говорил, что в тот момент он повернулся к сидевшему рядом приятелю и сказал: «Господь сам отдал его в мои руки» (англ. *The Lord hath delivered him into mine hands*). Гексли ответил, что предпочел бы иметь в качестве предка обезьяну, чем болтливого человека, вмешивающегося в научные споры, о которых не имеет никакого представления. Публика напряженно ожидала, что ответит ему епископ, но тот покинул зал, не сказав ни слова.





## ГИЛЯРОВ МЕРКУРИЙ СЕРГЕЕВИЧ 1912–1985

Гиляров Меркурий Сергеевич – советский зоолог, энтомолог, основоположник отечественной почвенной зоологии, биолог-эволюционист, академик АН СССР (1974). Меркурий Сергеевич окончил Киевский государственный университет (1933), где учился под руководством зоолога, специалиста в области сравнительной анатомии позвоночных профессора М.М. Воскобойникова. Рецензентом его дипломной работы был выдающийся эволюционист, профессор (впоследствии академик) И.И. Шмальгаузен. По окончании университета Гиляров начал изучение насекомых и др. беспозвоночных, повреждающих кокагаз – растение, сок которого используется для получения каучука.

Работал в сельскохозяйственных учреждениях на Украине. С 1936 г. – в Москве. В 1937 г. защитил кандидатскую диссертацию «Факторы, определяющие вредоносность почвенных насекомых, и агротехнические меры борьбы с ними в культурах каучуконосов». В 1938–1944 гг. руководил Отделом защиты растений Всесоюзного института каучуконосов. М.С. Гиляров основал советскую почвенную зоологию, рождением которой считается 1939 год, когда в журнале «Почвоведение» были опубликованы две его статьи: «Почвенная фауна и жизнь почвы» и «Влияние почвенных условий на фауну почвенных вредителей». Установил, что для определения свойств почвы необходимо выяснить, какие животные в ней обитают. Занимался разработкой мер по борьбе с почвенными вредителями. Изучал роль животных в почвообразовании, эволюцию насекомых и др. членистоногих, закономерности естественного отбора, биогеоценологию, зоологические методы диагностики почв. В 1944–1955 гг. старший научный сотрудник, с 1955 г. заведующий лабораторией почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии АН СССР; одновременно (1949–1978) профессор Московского педагогического института им. В.И. Ленина. В 1947 г. защитил докторскую диссертацию «Приспособления к жизни в почве и их значение в эволюции насекомых», в которой выдвинул и обосновал гипотезу о почве как переходной среде обитания беспозвоночных животных к жизни на суше. Эта работа дала возможность соединить воедино интерес М.С. Гилярова к морфологии животных, эволюционным вопросам и особенностям почвы как компонента биосферы. Такой синтез аспектов был свежим, неожиданным направлением в биологии, открывая новые перспективы. Был главным редактором Журнала общей биологии. Совместно с коллегами написал единственный в мире «Определитель обитающих в почве личинок насекомых» и «Определитель почвообитающих червей». Вице-президент Международной академии зоологии (1966), Индия, Агра. Под руководством Гилярова защищено около 60 кандидатских и 15 докторских диссертаций. Награжден орденом Трудового Красного Знамени (1972, 1975), орденом Ленина (1982), медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» (1946); Золотой медалью им. Филиппе Сильвестри (1965), Италия; медалью Германской академии естествоиспытателей «Леопольдина» (1977).

М.С. Гиляров скончался 2 марта 1985 года в Москве. Похоронен на Новодевичьем кладбище.



## ДАЙСОН ФРИМЕН ДЖОН

Dyson Freeman John

р. 1923

Дайсон Фримен Джон – американский физик-теоретик английского происхождения. Член Лондонского Королевского общества (1952) и Национальной академии наук США (1964). Один из создателей квантовой электродинамики. Дайсон является автором работ по квантовой теории поля, квантовой электродинамике, математической физике, астрофизике, физике низких энергий. Он доказал дисперсионные соотношения квантовой теории поля (так называемое представление Йоста – Лемана – Дайсона), получил формулу для S-матрицы, дал классификацию расходимостей в квантовой электродинамике (КЭД) на основании канонических преобразований (преобразование Дайсона, 1948), на основании свойств S-матрицы ввел представление о перенормируемости КЭД и показал связь фейнмановского подхода с обычными формами квантовой теории поля (формализм Фейнмана – Дайсона, 1949). Дайсон по праву считается одним из создателей современной квантовой электродинамики (наряду с Дж. Швингером, Ричардом Фейнманом и Синъитиро Томонагой). В 1955 году Дайсон построил теорию резонансного парамагнитного поглощения излучения металлами. В области астрофизики Дайсон изучал пульсары и нейтронные звезды. Он также является автором концепции сферы Дайсона – гипотетического сооружения, которое представляет собой тонкую сферическую оболочку большого радиуса (порядка радиуса планетных орбит) со звездой в центре. Идею этой сферы он позаимствовал из книги «Создатель звезд» фантаста Олафа Стэплдона. Предполагается, что развитая цивилизация может использовать сферу Дайсона для полной утилизации энергии центральной звезды и/или для решения проблемы жизненного пространства. Дайсон предложил опираться на эти представления при поиске внеземных цивилизаций.

## ЕВКЛИД



Евклид (расцвет деятельности ок. 300 г. до н.э.), также Эвклид – древнегреческий математик, известный прежде всего как автор *Начал*, самого знаменитого учебника в истории. Сведения об Евклиде крайне скудны. Кроме нескольких анекдотов, известно лишь, что учителями Евклида в Афинах были ученики Платона, а в правление Птолемея I (306–283 гг. до н.э.) он преподавал во вновь основанной школе в Александрии. Сочинения под названием *Начала* появлялись еще до Евклида. Так, известно о существовании *Начал* Гиппократы Хиосского (ок. 430–400 до н.э.) и некоторых других авторов, но *Начала* Евклида превзошли сочинения его предшественников и на протяжении более двух тысячелетий оставались основным трудом по элементарной математике. В 13 частях, или книгах, *Начал* содержится большая часть знаний по геометрии и арифметике эпохи Евклида. Его личный вклад сводился к такому расположению материала, при котором каждая теорема логически следовала бы из предыдущих. I книга начинается с определений, недоказываемых постулатов и «общих понятий», а заканчивается теоремой Пифагора и обратной ей теоремой. Со времен античности и до XIX в. неоднократно предпринимались попытки доказать пятый постулат («о параллельных»). Лишь в XIX в. было окончательно признано, что Евклид был прав, полагая, что V постулат невозможно вывести из четырех других. Отрицание V постулата лежит в основе так называемых неевклидовых геометрий – эллиптической и гиперболической (в первой из них отрицается не только V, но и II постулат). II книга содержит геометрические теоремы, эквивалентные некоторым алгебраическим формулам, в том числе и построение корней квадратных уравнений. III и IV книги посвящены окружности (при работе над ними Евклид мог воспользоваться сочинением Гиппократы). В V и VI книгах излагается теория пропорций Эвдокса и ее приложения, в VII, VIII и IX книгах – теория чисел, в т.ч. формула для «совершенных» чисел, алгоритм Евклида нахождения наибольшего общего делителя и доказательство несуществования наибольшего простого числа. По мнению многих, X книга – наиболее красивая часть *Начал*. Она посвящена несоизмеримым величинам (парам величин одинаковой размерности, не представимых в виде отношения целых чисел). Возможно, что в основу этой книги Евклид положил теорию Теэтета (умер в 369 г. до н.э.). Последние три книги *Начал* посвящены стереометрии и завершаются доказательством того, что существуют пять и только пять правильных многогранников. Авторство т.н. XIV и XV книг сомнительно: XIV книга, возможно, принадлежит Гипсиклу (ок. 180 г. до н.э.), а XV книга, быть может, написана Исидором Милетским (ок. 520 г. н.э.). Текст *Начал* сохранился в шести греческих рукописях, датируемых IX–XII вв. Имеются и арабские рукописи того же периода, но они столь же фрагментарны, как и более древние греческие. Две из ранних греческих рукописей содержат также менее крупные сочинения Евклида – *Оптику* (геометрические теоремы о прямолинейном распространении света) и *Феномены* (об астрономии и сферической геометрии). Последнее сочинение написано в стиле более раннего трактата *О движущейся сфере* Автолика (ок. 330 г. до н.э.). Это свидетельствует о том, что Евклид мог позаимствовать форму своих сочинений у более ранних авторов. Сохранились еще два сочинения Евклида

да, одно на древнегреческом, другое только в арабском переводе. В первом из них (*Данные*) рассматривается вопрос о том, что необходимо знать, чтобы задать фигуру, во втором (*О делении фигур*) решается задача о разбиении данной фигуры на другие с требуемыми свойствами формы и площади. (Это сочинение использовал Леонардо Пизанский в трактате 1120 года *Практика геометрии*.) Пять дошедших до нас сочинений Евклида составляют лишь малую часть его наследия. Названия многих его утерянных сочинений известны со слов древнегреческих комментаторов: *Псевдария* (о логических ошибках), *Поризмы* (об условиях, определяющих кривые), *Конические сечения* (это сочинение Евклида послужило основой для более обширного сочинения Аполлония с тем же названием), *Геометрические места на поверхностях* (по-видимому, о конусах, сферах и цилиндрах или о кривых на этих поверхностях), *Начала музыки* (возможно, с изложением пифагорейской теории гармонии) и *Катоптрика* (о свойствах зеркал). Дошедшая до нас *Катоптрика*, хотя и носит имя Евклида, в действительности представляет собой более позднюю компиляцию, возможно, составленную Теоном Александрийским (ок. 350 г. н.э.), но не исключено, что в ее основу положено сочинение Евклида, написанное под тем же названием и в той же форме. Арабские авторы приписывают Евклиду и различные трактаты по механике, в том числе сочинения о весах и об определении удельного веса.



**ЗАРЕНКОВ НИКОЛАЙ АЛЕКСЕЕВИЧ**  
р. 1935

Заренков Николай Алексеевич – доцент кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ). Ученик Л.А. Зенкевича и Я.А. Бирштейна. Преподает в МГУ с 1960 г. зоологию беспозвоночных, сравнительную анатомию, биогеографию, карцинологию, основы систематики, основы биоморфологии, биосимметрию. Имеет почетное звание «Ломоносовский преподаватель МГУ». Специалист по десятиногим ракам. Автор 70 научных публикаций, включая 4 монографии, в том числе «Биосимметрию».

В систематике Н.А. Заренков открыл статистическую закономерность комбинаторики дискретных признаков сходства, получивших биологически содержательное объяснение. В сравнительной анатомии последовательно осуществил кювьеровский принцип корреляции органов и структур для выделения типов организации беспозвоночных животных и пересмотрел теорию диссимметрии брюхоногих моллюсков. В биоморфологии впервые применил понятие неевклидовой геометрии и выделил предмет дискретной биоморфологии. В карцинологии упорядочил информацию о строении и биологии ракообразных и описал десятки новых видов. В биогеографии поставил проблему формирования глубоководной фауны в условиях аридных климатов и вертикальной термогалинной циркуляции (на примере глубоководных омаров Индийского океана).



**ЗАХАРОВ ВЛАДИМИР МИХАЙЛОВИЧ**  
**р. 1953**

Захаров Владимир Михайлович – член-корреспондент Российской академии наук (РАН), заведующий лабораторией Института биологии развития им. Н.К. Кольцова; член Общественной палаты РФ, член Совета Общественной палаты, председатель комиссии Общественной палаты по экологической политике и охране окружающей среды, член Межкомиссионной рабочей группы по международной деятельности Общественной палаты; председатель Совета Общероссийской общественной организации «Центр экологической политики и культуры», директор Института

устойчивого развития Общественной палаты Российской Федерации.

Родился 15 июля 1953 г. в Вильнюсе; окончил биологический факультет Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской; специалист в области популяционной биологии. Член-корреспондент РАН по Отделению общей биологии с 26 мая 2000 г., член Отделения биологических наук и Отделения общей биологии РАН; автор более 150 публикаций, включая шесть монографий; вице-президент общероссийской организации «Мир и здоровье нации»; руководитель региональной общественной организации «Центр экологической политики России».

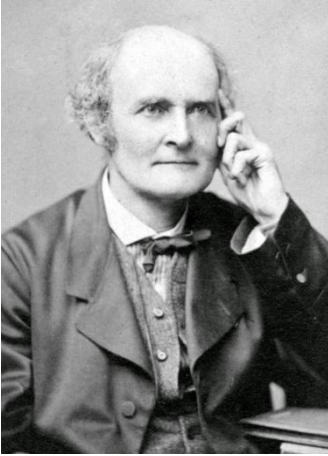
Автор монографии «Асимметрия животных» (1987). Книга посвящена анализу широко распространенной флуктуирующей (ненаправленной) асимметрии, представляющей наибольший интерес при популяционно-феногенетическом подходе. На оригинальном и литературном материале по разным группам животных в книге обосновывается возможность использования флуктуирующей асимметрии (онтогенетической по своей природе характеристики) в качестве важного популяционно-генетического показателя, перспективного для мониторинга природных популяций.



## **ЗЕНКЕВИЧ ЛЕВ АЛЕКСАНДРОВИЧ** **1889–1970**

Зенкевич Лев Александрович – российский океанолог, зоолог и гидробиолог, создатель отечественной биологической океанологии, действительный член Академии наук СССР (1968), лауреат Государственной премии, почетный член Географического общества. В 1920 г. участвовал в Северной научно-промысловой экспедиции, а в 1921 г. – в экспедиции Плавучего морского института в Баренцевом море. В 1930 г. он возглавил кафедру общей зоологии, а в 1931 г. – кафедру зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ. С 1932 г. Л.А. Зенкевич вместе с сотрудниками Всесоюзного института рыбного хозяйства и океанографии начал масштабную работу по изучению бентоса Каспийского и Азовского морей. По результатам работы было принято решение по заселению Каспийского моря обитателями Азовского: червем nereis и моллюском синдесмией. Перевозки начались в 1939 г. и быстро дали результат, вселенцы стали любимым кормом осетровых. За эту работу Зенкевич был удостоен I премии Московского общества испытателей природы в 1954 г. В 1935 г. решением ВАК Наркомпроса РСФСР Зенкевич был утвержден в ученой степени доктора биологических наук и звании профессора без защиты диссертации. С 1948 г. Л.А. Зенкевич стал заведующим лабораторией бентоса Института океанологии им. П.П. Ширшова. Л.А. Зенкевич был председателем Океанографической комиссии при Президиуме Академии наук (1951–1970), председателем Всесоюзного гидробиологического общества (1954–1970), вице-президентом Московского общества испытателей природы (1950–1970), главным редактором созданного по его инициативе журнала «Океанология» (1960–1970), членом редколлегий ряда отечественных и зарубежных научных журналов. Был избран почетным доктором Марсельского университета (1960) и Английской морской биологической ассоциации (1959), членом Датского естественно-научного общества (1957), членом ученого совета Французского океанографического института, членом Академии зоологии и членом-корреспондентом Морской биологической ассоциации Индии, членом Сербской академии наук и искусств (1947) и Академии зоологии в Агре (Индия, 1960). Член-корреспондент Лимского географического общества (Перу, 1968). В течение 40 лет возглавлял кафедру зоологии беспозвоночных Московского государственного университета. В 1955 году подписал «Письмо трехсот».

Умер 20 июня 1970 г. в Москве. Похоронен на Новодевичьем кладбище.



**КЭЛИ АРТУР**  
**Cayley Arthur**  
**1821–1895**

Артур Кэли – английский математик. Родился в Ричмонде (Лондон, Англия), первые восемь лет жизни прошли в Санкт-Петербурге. В 1829 году его родители переехали в Блэкхис вблизи Лондона (ныне район Большого Лондона). В 14 лет Артур пошел в школу Кингс-колледж. Школьный учитель увидел в мальчике гения и посоветовал отцу не учить сына своему бизнесу, как тот намеревался, а готовить к поступлению в Кембриджский университет. В необыкновенно раннем возрасте 17 лет Кэли поступил в кембриджский Тринити-колледж.

В возрасте 20 лет Кэли передал в Кембриджский математический журнал три рукописи на темы, навеянные чтением *Mécanique analytique* Лагранжа и некоторыми работами Лапласа. Кэли закончил свое студенческое образование лучшим на курсе и также получил первый из двух призов Смита, присуждаемых ежегодно за студенческие научные исследования. Его следующим шагом было получение степени *Master of Arts* и должности в университете по конкурсу. Он оставался в Кембридже в течение 4 лет. В это время он взял себе несколько учеников, но его основной работой была подготовка 28 мемуаров для Кембриджского математического журнала. В связи с тем, что его должность была с ограниченным сроком пребывания, было необходимо выбирать профессию. Кэли избрал профессию адвоката и в возрасте 25 лет стал членом лондонского судебного инна<sup>1</sup> Линкольна. В течение этого периода его жизни, длившегося примерно 14 лет, Кэли опубликовал от 200 до 300 работ. В 42 года Кэли был избран на должность Сэдлеровского профессора. Он оставил доходную юридическую практику ради скромной зарплаты профессора, но никогда об этом не жалел. Должность позволила ему прекратить разделять верность к юриспруденции с верностью к математике и полностью заняться любимым делом. Сразу же после этого Кэли женился и поселился в Кембридже.

Кэли – один из плодовитейших ученых XIX века, написавший более 700 работ. Большая часть его работ относится к линейной алгебре, дифференциальным уравнениям и эллиптическим функциям. В частности, он доказал теорему Гамильтона – Кэли о том, что каждая квадратная матрица является корнем своего характеристического многочлена. Он первым сформулировал определение группы в том виде, как она определяется сегодня – множество с бинарной операцией, удовлетворяющей определенным законам. Прежде же, когда математики говорили о группе, они подразумевали группу перестановок. В 1882 г. Лондонское Королевское общество присудило Артуру Кэли Медаль Копли. В 1935 г. Международный астрономический союз присвоил имя Артура Кэли кратеру на видимой стороне Луны.

---

<sup>1</sup> Судебные инны (*Inns of Court*; «иннс-оф-корт») – традиционная форма самоорганизации адвокатского сообщества в Англии и Уэльсе.





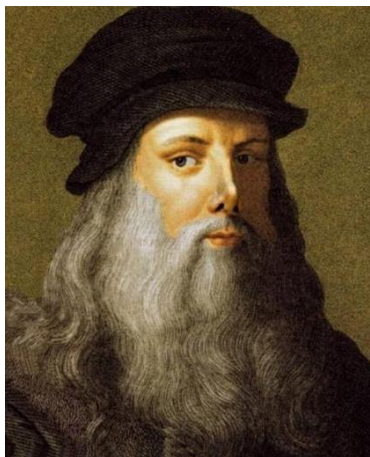
**ЛАГРАНЖ ЖОЗЕФ ЛУИ**  
**Lagrange Joseph Louis**  
**1736–1813**

Лагранж Жозеф Луи – французский математик и механик. Стал профессором геометрии в Артиллерийской школе Турина. В 1755 г. Лагранж послал Эйлеру свою работу об изопериметрических свойствах, ставших впоследствии основой вариационного исчисления. В 1756 г. по представлению Эйлера стал иностранным членом Берлинской Академии наук. Принимал участие в организации в Турине научного общества (впоследствии Туринской Академии наук). В 1764 г. Парижская Академия наук объявила конкурс на лучшую работу по проблеме движения Луны.

Лагранж представил работу, посвященную либрации Луны, которая была удостоена первой премии. В 1766 г. получил вторую премию Парижской Академии за исследование, посвященное теории движения спутников Юпитера, а до 1778 г. был удостоен еще трех премий. В 1766 г. по приглашению Фридриха II Лагранж переехал в Берлин, где стал президентом Берлинской Академии наук. Берлинский период (1766–1787) был самым плодотворным в жизни Лагранжа. Здесь он выполнил важные работы по алгебре и теории чисел, а также по решению дифференциальных уравнений в частных производных. В Берлине был подготовлен труд «Аналитическая механика» (*Mechanique analytique*), опубликованный в Париже в 1788 г. и ставший вершиной научной деятельности Лагранжа. В основу всей статики положен т.н. принцип возможных перемещений, в основу динамики – сочетание этого принципа с принципом Д'Аламбера. Введены обобщенные координаты, разработан принцип наименьшего действия. В 1787 г., после кончины Фридриха II, Лагранж переехал в Париж и стал членом Парижской Академии наук. Во время Французской революции принял участие в работе комиссии, занимавшейся разработкой метрической системы мер и весов и нового календаря. В 1795 г., после открытия Института Франции, стал главой его физико-математического класса.

Лагранж внес существенный вклад во многие области математики, включая вариационное исчисление, теорию дифференциальных уравнений, решение задач на нахождение максимумов и минимумов, теорию чисел (теорема Лагранжа), алгебру и теорию вероятностей. В двух своих важных трудах – «Теория аналитических функций» (*Théorie des fonctions analytiques*, 1797) и «О решении численных уравнений» (*De la résolution des équations numériques*, 1798) – подытожил все, что было известно по этим вопросам в его время, а содержащиеся в них новые идеи и методы были развиты в работах математиков XIX в.

Умер Лагранж в Париже 10 апреля 1813 г.



## ЛЕОНАРДО ДА ВИНЧИ 1452–1519

Леонардо да Винчи, крупнейшая фигура итальянского Высокого Возрождения – прекрасный пример универсального человека, обладателя многоликого таланта: он был не только великим представителем искусства – живописцем, скульптором, музыкантом, писателем, но и ученым, архитектором, техником, инженером, изобретателем. Известно, что в 1472 г. он являлся членом Флорентийской Гильдии художников, а к 1473 г. относят его первую датированную самостоятельную художественную работу. Буквально с первых полотен («Благовещение», «Мадонна Бенуа», «Поклонение волхвов») он заявил о себе как великий живописец, а дальнейшее творчество лишь увеличивало его славу. С начала 1480-х гг. биография Леонардо да Винчи связана с Миланом, работой у герцога Людовика Сфорца в качестве живописца, скульптора, военного инженера, организатора празднеств, изобретателя разнообразных механических «чудес», которые прославили его хозяина. Да Винчи активно работает над собственными проектами в разных сферах (например, над подводным колоколом, летательным аппаратом и др.). В 1502 г. его берет к себе на службу военным инженером и архитектором Чезаре Борджиа. В 1503 г. художник вернулся во Флоренцию. К этому году (ориентировочно) принято относить написание, пожалуй, самой известной его картины – «Мона Лиза» («Джоконда»). На протяжении 1506–1513 гг. да Винчи снова живет и работает в Милане, на этот раз он служит французской короне. В 1513 г. переезжает в Рим, где его творчеству покровительствуют Медичи. Последний этап биографии Леонардо да Винчи связан с Францией, куда он в январе 1516 г. переезжает по приглашению короля Франциска I.

2 мая 1519 г. великий «универсальный человек», окруженный учениками, умер; похоронили его в расположенном неподалеку королевском замке Амбуаз.

Помимо произведений, ставших общепризнанными шедеврами («Поклонение волхвов», «Тайная вечеря», «Святое семейство», «Мадонна Литти», «Мона Лиза»), да Винчи оставил после себя около 7000 не связанных между собой рисунков, листов с записями, которые были после смерти мастера сведены воедино его учениками в несколько трактатов, дающих представление о мировоззрении Леонардо. Ему принадлежит заслуга многочисленных открытий в области теории искусства, механики, естественных наук, математики, внесших весомый вклад в развитие наук и инженерной мысли. Леонардо да Винчи стал воплощением идеала итальянского Ренессанса.



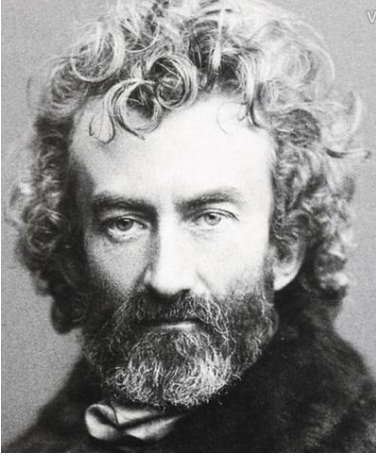
**МАНДЕЛЬБРОТ БЕНУА**  
**Mandelbrot Benoît B.**  
**1924–2010**

Мандельброт Бенуа – французский и американский математик, создатель фрактальной геометрии. Лауреат премии Вольфа по физике (1993).

Бенуа Мандельброт родился в Варшаве в 1924 году в семье литовских евреев. В 1936 году вся семья эмигрировала во Францию и поселилась в Париже. Здесь Мандельброт попал под влияние своего дяди Ш. Мандельбройта, известного парижского математика, члена группы математиков, известной под общим псевдонимом Николя Бурбаки.

После начала войны Мандельброты бежали на свободный от немецкой оккупации юг Франции, в городок Тюль. У Бенуа Мандельброта открылся необычный математический дар, который позволил ему сразу после войны стать студентом Политехнической школы Парижа. Оказалось, что у Бенуа великолепное пространственное воображение. Даже алгебраические задачи он решал геометрическим способом. Мандельброт переехал в США, где окончил Калифорнийский технологический институт. По возвращении во Францию он получил докторскую степень в Университете Парижа в 1952 году. В 1958 году Мандельброт окончательно поселился в США, где приступил к работе в научно-исследовательском центре ИВМ в Йорктауне, поскольку ИВМ в то время занималась интересными для него областями математики. При этом Мандельброт ушел далеко в сторону от чисто прикладных проблем компании. Он работал в области лингвистики, теории игр, экономики, авионавтики, географии, физиологии, астрономии, физики. Исследуя экономику, Мандельброт обнаружил, что произвольные внешне колебания цены могут следовать скрытому математическому порядку во времени, который не описывается стандартными кривыми. По сути, Бенуа Мандельброт применил для решения этой проблемы зачатки своего рекурсивного (фрактального) метода. В 1975 году впервые опубликовал свои исследования фракталов. Понятие «фрактал» придумал сам Бенуа Мандельброт (от лат. *fractus* – сломанный, разбитый). Используя находящиеся в его распоряжении компьютеры ИВМ, Мандельброт создал графические изображения, сформированные на основе множества, названного его именем. По словам математика, он не чувствовал себя изобретателем, несмотря на то, что никто до него не создавал ничего подобного.

Умер 14 октября 2010 года в Кембридже (Массачусетс, США).



## МИКЛУХО-МАКЛАЙ НИКОЛАЙ НИКОЛАЕВИЧ 1846–1888

Миклухо-Маклай Николай Николаевич – русский этнограф, антрополог, биолог и путешественник, изучавший коренное население Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании (1870–1880-е годы), в том числе папуасов северо-восточного берега Новой Гвинеи, называемого Берегом Маклая. Автор около 160 научных трудов, в основном статей и заметок, при жизни публиковавшихся чаще всего на немецком и английском языках. Известен также как защитник коренных народов Юго-Восточной Азии и Океании, активно выступал против ра-

боторговли. Как ученый, последовательно придерживался принципа единства человеческого рода; отвергал популярные в свое время теории, что черные расы, включая австралийских аборигенов и папуасов, представляют собой переходный биологический вид от обезьяны к человеку разумному. День рождения Миклухо-Маклая неофициально отмечается как профессиональный праздник этнографов.

В 1865 году *Николай фон Миклухо* (как он себя назвал и подписывался в документах) подал заявление на медицинский факультет Йенского университета. Наставниками Миклухи в Йенском университете стали Карл Гегенбаур и Эрнст Геккель, особенно последний. Уже в письмах, датированных мартом 1866 года, Геккель называет Миклуху «своим усердным и полезным помощником». Хотя работа ассистента не оплачивалась, но она давала много полезного опыта: Николай готовил для лекций Геккеля наглядные пособия и препараты, изготавливал для него таблицы и рисовал данные микроскопических наблюдений. Из-за усиленных занятий с микроскопом в марте 1866 года Миклуха заработал «легкий паралич левой половины лица», причем Геккель навещал его в больнице и писал родителям, что должен заботиться о русском студенте, у которого никого нет в Германии. В марте 1866 года научный руководитель Миклухи Э. Геккель закончил монографию «Общая морфология организмов» и, испытывая усталость от кабинетной работы, решил совершить поездку на Сицилию для изучения средиземноморской морской фауны. Студент фон Миклухо изучал морские губки и в результате обнаружил новый вид известковой губки, назвав ее *Guancha blanca* в честь коренных обитателей островов. Образцы изучаемых рыб чаще всего покупались у рыбаков на базаре, в результате Н. Миклуха собрал данные по плавательным пузырям рыб и мозгу акул.

Скончался Н.Н. Миклухо-Маклай в 1888 г. в Санкт-Петербурге.



**МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ  
ДМИТРИЙ ДМИТРИЕВИЧ  
1876–1952**

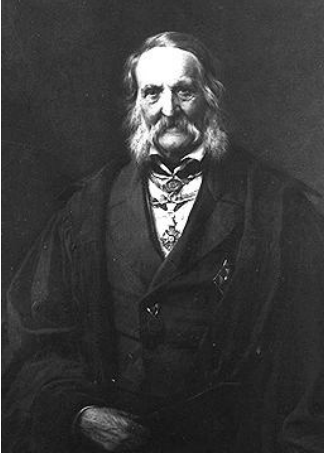
Мордухай-Болтовской Дмитрий Дмитриевич – выдающийся российский математик, механик, педагог, автор русского перевода «Начал» Евклида (два издания – 1948, 1950 г.) и «Математических рукописей» Ньютона и подробных комментариев к ним, а также оригинальный и независимый философ. Его научная, педагогическая и общественная деятельность продолжалась более пятидесяти лет, не самых легких в российской истории, включавших революции, войны, гибель близких, эвакуацию и переезды из города в город, сталинский террор и идеологический диктат, бедность материального существования. Научные интересы Мордухай-Болтовского были необычайно широки и включали такие разные области математики, как интегрирование дифференциальных уравнений в конечном виде, теорию трансцендентных чисел и гипертрансцендентных функций, теорию алгебраических кривых, топологию, дифференциальную геометрию, в том числе в пространстве Лобачевского, теорию геометрических построений на плоскости Евклида, а также в пространстве Лобачевского и на сфере. Широта математических интересов Мордухай-Болтовского не помешала ему в каждой из областей исследования получить значительные результаты.

А.И. Солженицын – бывший студент физико-математического факультета Ростовского университета – вывел своего давнего профессора на страницы двух романов «Март семнадцатого» и «В круге первом».

В книге «Геометрия радиолярий», вышедшей в свет в 1936 году в издательстве Ростовского университета, репринтное издание которой (2012 г.) издательство «Книжный дом «ЛИБРОКОМ» предлагает современному читателю, Д.Д. Мордухай-Болтовской выступает как пионер абсолютно новой по тем временам науки – математической биологии. Сегодня эта наука переживает свой звездный час, и поэтому книге обеспечен читательский интерес<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> По материалам вступительной статьи Е.А. Каца – профессора университета им. Бен-Гуриона в Негеве (Израиль) к репринтному изданию книги Д.Д. Мордухай-Болтовского «Геометрия радиолярий» (2012).

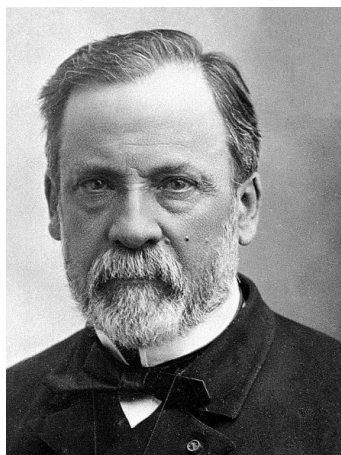


**НЕЙМАН ФРАНЦ ЭРНСТ**  
**Neuman Franz Ernst**  
**1798–1895**

Нейман Франц – немецкий физик, создатель научной школы, иностранный член-корреспондент Петербургской АН (1838 г.). В 1826 г. Ф.Э. Нейман занял кафедру физики и минералогии при университете в Кенигсберге, которую сохранял в течение пятидесяти лет. Замечательные работы – преимущественно по теоретической и математической физике – скоро сделали имя Неймана известным, а его выдающийся лекторский талант привлекал в Кенигсберг множество слушателей. Вскоре вокруг Неймана сгруппировалась целая школа физико-

математиков, из рядов которой вышли многие из знаменитейших ученых Германии: Кирхгоф, Мейер, Фойгт и др. Работы Неймана касались главным образом теории света и электричества. Явления поляризации света и двойного лучепреломления были рассмотрены им в предположении, что колебания эфирных частиц происходят в плоскости поляризации; полученные результаты, совершенно согласные с результатами, полученными Френелем, исходившим из противоположного предположения (плоскость колебания частиц и плоскость поляризации взаимно перпендикулярны), заставили многих ученых склониться на сторону предположения Неймана. Из работ Неймана по электричеству наиболее замечательна теория индукции и электродинамических действий, изложенная в 1845 г. в знаменитой его статье *Die mathematischen Gesetze der inducirten elektrischen Ströme* (*Abhandl. d. Berl. Akad.*, 1845; переиздано в 1889 г. Оствальдом). Эта теория долгое время господствовала в науке об электричестве. Из других работ выдаются работы по теплопроводности, определению теплоемкостей и т.д. Весьма известны его курсы математической физики: *Vorlesungen über die Theorie des Magnetismus* (Лейпциг, 1881), *Theoretische Optik* (Лейпциг, 1885), *Ueber die Theorie d. Elasticität* (Лейпциг, 1885), *Theorie d. Potentiales* (Лейпциг, 1887) и др.

С 1838 г. состоял членом-корреспондентом Санкт-Петербургской академии наук, с 1872 г. – иностранным членом Мюнхенской академии наук.



**ПАСТЕР ЛУИ**  
**Pasteur Louis**  
**1822–1895**

Пастер Луи – французский микробиолог и химик, член Французской академии (1881). Пастер, показав микробиологическую сущность брожения и многих болезней человека, стал одним из основоположников микробиологии и иммунологии. Его работы в области строения кристаллов и явления поляризации легли в основу стереохимии. Также Пастер поставил точку в многовековом споре о самозарождении некоторых форм жизни в настоящее время, опытным путем доказав невозможность этого.

Изучая в 1848 г. физические свойства винной кислоты, он обнаружил, что кислота, полученная при брожении, обладает оптической активностью – способностью вращать плоскость поляризации света, в то время как химически синтезированная изомерная ей виноградная кислота этим свойством не обладает. Изучая кристаллы под микроскопом, он выделил два их типа, являющихся как бы зеркальным отражением друг друга. При растворении кристаллов одного типа раствор поворачивал плоскость поляризации по часовой стрелке, а другого – против. Раствор из смеси двух типов кристаллов в соотношении 1:1 не обладал оптической активностью. Пастер пришел к заключению, что кристаллы состоят из молекул различной структуры. Химические реакции создают оба их типа с одинаковой вероятностью, однако живые организмы используют лишь один из них. Таким образом, впервые была показана хиральность молекул. Как было открыто позже, аминокислоты также хиральны, причем в составе живых организмов присутствуют лишь их L-формы (за редким исключением).

Изучением брожения Пастер занялся с 1857 года. К 1861 году Пастер показал, что образование спирта, глицерина и янтарной кислоты при брожении может происходить только в присутствии микроорганизмов, зачастую специфичных. Он доказал, что брожение есть процесс, тесно связанный с жизнедеятельностью дрожжевых грибков, которые питаются и размножаются за счет бродящей жидкости. При выяснении этого вопроса Пастеру предстояло опровергнуть господствовавший в то время взгляд Либиха на брожение как на химический процесс. Особенно убедительны были опыты Пастера, проведенные с жидкостью, содержащей чистый сахар, различные минеральные соли, служившие пищей бродильному грибку, и аммиачную соль, доставлявшую грибку необходимый азот. Грибок развивался, увеличиваясь в весе; аммиачная соль тратилась. По теории Либиха, надо было ждать уменьшения в весе грибка и выделения аммиака как продукта разрушения азотистого органического вещества, составляющего фермент. Вслед за тем Пастер показал, что и для молочного брожения также необходимо присутствие особого «организованного фермента» (как в то время называли живые клетки микробов), который размножается в бродящей жидкости, также увеличиваясь в весе, и при помощи которого можно вызывать ферментацию в новых порциях жидкости. В это же время Луи Пастер сделал еще одно важное открытие. Он нашел, что существуют организмы, которые могут жить без кислорода. Для неко-

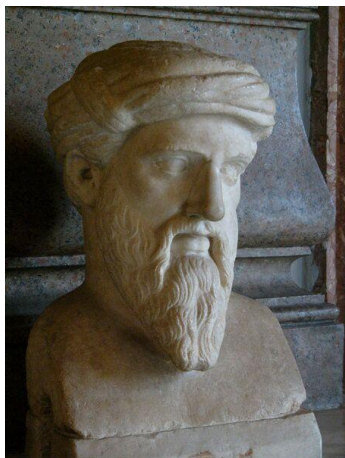
торых из них кислород не только не нужен, но и ядовит. Такие организмы называются строгими (или *облигатными*) анаэробами. Их представители – микробы, вызывающие маслянокислое брожение. Размножение таких микробов вызывает прогорклость вина и пива. Брожение, таким образом, оказалось анаэробным процессом, «жизнью без кислорода», потому что на него отрицательно воздействует кислород (эффект Пастера). В то же время организмы, способные как к брожению, так и к дыханию, в присутствии кислорода росли активнее, но потребляли меньше органического вещества из среды. Так было показано, что анаэробная жизнь менее эффективна.

В 1860–1862 годах Пастер изучал возможность самозарождения микроорганизмов. Он провел элегантный опыт, доказавший невозможность самозарождения микробов (в современных условиях, хотя тогда не поднимался вопрос возможности самозарождения в прошлые эпохи), взяв термически стерилизованную питательную среду и поместив ее в открытый сосуд с длинным изогнутым горлышком. Сколько бы сосуд ни стоял на воздухе, никаких признаков жизни в нем не наблюдалось, поскольку содержащиеся в воздухе споры бактерий оседали на изгибах горлышка. Но стоило отломить его или сполоснуть жидкой средой изгибы, как вскоре в среде начинали размножаться микроорганизмы, вышедшие из спор. В 1862 году Французская академия наук присудила Пастеру премию за разрешение вопроса о самозарождении жизни.

В 1864 году к Пастеру обращаются французские виноделы с просьбой помочь им в разработке средств и методов борьбы с болезнями вина. Пастер показал, что болезни вина вызываются различными микроорганизмами, причем каждая болезнь имеет особого возбудителя. Для уничтожения вредных «организованных ферментов» он предложил прогревать вино при температуре 50–60 градусов. Этот метод, получивший название пастеризации, нашел широкое применение и в лабораториях, и в пищевой промышленности.

После публикации в 1876 году работы Роберта Коха «Этиология сибирской язвы» Пастер полностью посвятил себя иммунологии, окончательно установив специфичность возбудителей сибирской язвы, родильной горячки, холеры, бешенства, куриной холеры и других болезней, развил представления об искусственном иммунитете, предложил метод предохранительных прививок, в частности от сибирской язвы (1881), бешенства (совместно с Эмилем Ру, 1885), привлекая специалистов других медицинских специальностей (например, хирурга О. Ланселонга).



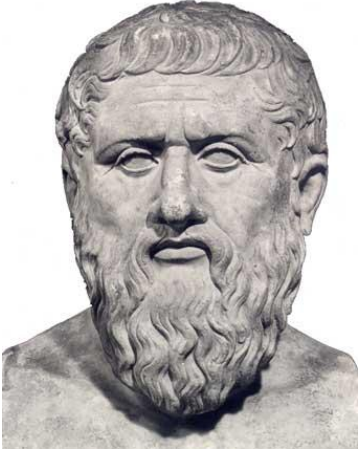


## ПИФАГОР САМОССКИЙ

570–490 гг. до н. э.

Пифагор Самосский (др.-греч. Πυθαγόρας ὁ Σάμιος, лат. *Pythagoras*) – древнегреческий философ, математик и мистик, создатель религиозно-философской школы пифагорейцев. Его родиной был остров Самос (отсюда и прозвище – Самосский). Его одаренность также проявилась в раннем возрасте. Образование у Пифагора было очень хорошим, юношу обучали много наставников, среди которых были Ферекид Сиросский и Гермодамант. Следующим местом, где Пифагор совершенствовал познания, стал Милет, там его ждало знакомство с Фалесом, ученым, посоветовавшим ему поехать в Египет. У Пифагора было с собой рекомендательное письмо самого фараона, однако жрецы поделились с ним секретами только после успешного прохождения трудных испытаний. Среди наук, которые Пифагор хорошо освоил в Египте, была и математика. Следующие 12 лет он прожил в Вавилоне, где с ним также делились своими познаниями жрецы. Возвращение на родину состоялось примерно в 530 г. до н. э. В Кротоне Пифагор выступил организатором собственной школы, которая была одновременно и политической структурой, и религиозно-монашеским орденом со своим уставом и очень строгими правилами. После победы демократии Пифагор с учениками переселяется в Тарент, позднее в Метапонт. Когда они прибыли в Метапонт, там бушевало народное восстание, и в одном из ночных побоищ Пифагор погиб. Тогда он был глубоким старцем, ему было почти 90. Вместе с ним прекратила существование и его школа, ученики рассредоточились по всей территории страны.

Поскольку Пифагор считал свое учение тайным и практиковал только устную передачу его ученикам, собрания сочинений после него не осталось. Некоторые сведения все-таки стали явными, однако разграничить истину и выдумки невероятно сложно. Ряд историков сомневаются в том, что знаменитая теорема Пифагора была доказана именно им, аргументируя это тем, что она была известна другим древним народам. Помимо доказательства теоремы Пифагора, этому математику приписывают подробное изучение целых чисел, пропорций и их свойств. Пифагорейцам принадлежит значительная заслуга в придании геометрии характера науки. Пифагор являлся одним из первых, кто был убежден, что Земля – это шар и центр Вселенной, что планеты, Луна, Солнце движутся по-особому, не как звезды. В определенной степени идеи пифагорейцев о движении Земли стали предтечей гелиоцентрического учения Н. Коперника.



## ПЛАТОН

428 или 427 – 348 или 347 гг. до н. э.

Платон (др.-греч. Πλάτων) – выдающийся древнегреческий философ-идеалист; его учение представляет собой первую классическую форму объективного идеализма. Его родиной были Афины или Эгин. Одним из первых наставников Платона был Кратил, софист, близкий по взглядам к Гераклиту. Примерно в 408 г. до н. э. произошло знаменательное событие, определившее всю дальнейшую биографию Платона и его мировоззрение, – знакомство с Сократом, который стал для Платона наставником и «поселился» во всех его произведениях, которые в большинстве

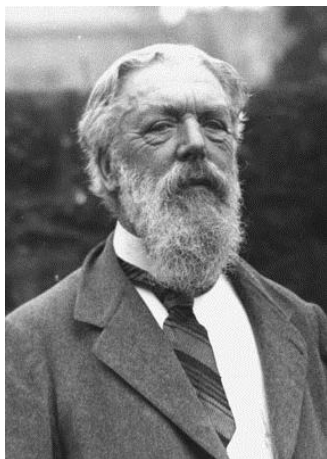
своем были написаны в виде диалога между персонажами, главным образом историческими. После смерти Сократа в 399 г. до н. э. Платон в компании нескольких друзей уехал в Мегару, где принимал участие в Коринфской войне. Известно, что в 387 г. до н. э. он побывал в Южной Италии и Сицилии, общался с представителями школы Пифагора. Именно ради этой встречи и была совершена данная поездка. В 387 г. до н. э. состоялось возвращение Платона в Афины, где он становится основателем собственной школы – Академии (по имени героя мифологии Академуса), которой он управлял вплоть до смерти в 347 г. до н. э.

Считается, что все сочинения Платона дошли до наших дней – в виде издания, заслуга создания которого принадлежит пифагорейцу Трасиллу Александрийскому. Оно состоит из 36 сочинений, которые, в свою очередь, поделены на 9 тетралогий, отражающих эволюционный путь философии. Его сочинения, знаменитые платоновские диалоги, принято разделять на 4 группы: сократические, платонические, среднеплатонические и поздние. Высшей идеей своего учения Платон видел идею блага. Им разрабатывалась диалектика, была намечена разветвленная схема главных ступеней человеческого бытия. Широко известен, в частности, труд «Государство», где философ делится своим пониманием идеального социального устройства, представляющего собой иерархию правителя и мудрецов, чиновников и воинов и третьего сословия – ремесленников и крестьян. У них нашлось немало подражателей, платоновские диалоги стали считаться образцом своего жанра и во многом повлияли на литературу и философию Европы. Правильные многогранники характерны для философии Платона, в честь которого и получили название «платоновы тела». Платон писал о них в своем трактате «Тимей» (360 г. до н. э.), где сопоставил каждую из четырех стихий (землю, воздух, воду и огонь) определенному правильному многограннику. Земля сопоставлялась кубу, воздух – октаэдру, вода – икосаэдру, а огонь – тетраэдру.



**СТЮАРТ ИЭН**  
**Stewart Ian Nicholas**  
р. 1945

Стюарт Иэн – английский математик, профессор Математического института Уорикского университета (Ковентри, Великобритания), известный популяризатор математики и автор книг по научной фантастике. Научные интересы – теория катастроф, симметрия, теория групп и теория бифуркаций. Консультант журнала *New Scientist* по математике, также был консультантом энциклопедии «Британника». В течение 10 лет вел математическую рубрику *Mathematical Recreations* в журнале *Scientific American*. Автор 80 книг и множества научно-популярных статей.



**Д'АРСИ ТОМПСОН ВЕНТВОРТ**  
**D'Arcy Wentwort Thompson**  
**1860–1948**

Д'Арси Вентворт Томпсон, кавалер Ордена Бани, член Лондонского Королевского общества, Королевского общества Эдинбурга – шотландский биолог и математик. Он был пионером математической биологии, участвовал в экспедициях к Берингову проливу и занимал позицию профессора естественной истории в Сент-Эндрюсском университете на протяжении 31 года.

Томпсон в основном известен как автор выдающейся книги «О росте и форме», которую Питер Медавар, нобелевский лауреат по медицине 1960 г., назвал «лучшей литературной работой в научных анналах, написанной на английском языке». Самая знаменитая работа Томпсона была написана в Данди, преимущественно в 1915 г., хотя лишения военного времени, а также постоянные доработки отсрочили ее публикацию до 1917 г. Центральной темой книги была мысль, что биологи того времени переоценивали эволюционный фактор, определяющий форму и структуру живых организмов, недооценивая роль физических законов и механики. Книга открыла пути к научному объяснению морфогенеза – процесса, формирующего структуры растений и животных. Тем не менее Томпсон осознавал, что книга носит описательный характер и не содержит экспериментальных гипотез.

Томпсоновское описание математической красоты природы стимулировало многих мыслителей, таких как ученые Алан Тьюринг и Клод Леви-Стросс, художники Генри Мур, Сальвадор Дали, Джексон Поллок. Зоологический музей Данди, названный в честь Томпсона, содержит коллекцию художественных произведений, вдохновленных его идеями.

Томпсон был сыном Д'Арси Томпсона (1829–1902), профессора греческого языка в Ирландском национальном университете в Голуэе. (Последний, по-видимому, происходит от Д'Арси Вентворта (1762–1827), который избежал осуждения по четвертому эпизоду ограбления на большой дороге, отправившись в июне 1790 г. добровольцем в Австралию, где он служил помощником хирурга.) Образование Томпсон получил в Академии Эдинбурга, которую он посещал с 1870 по 1877 г. Он выиграл первый приз Эдинбургского академического клуба в 1877 г. В 1878 г. Томпсон перешел в Университет Эдинбурга для изучения медицины, два года спустя – в Тринити-колледж Кембриджского университета, где получил степень бакалавра естественных наук в 1883 г. В 1884 г. получил позицию профессора биологии (позднее – естественной истории) Университета Данди, которую занимал 32 года. Одной из его первых задач было создание зоологического музея для обучения и исследований, в то время этот музей был одним из крупнейших в стране и специализировался на зоологии Арктики благодаря связям с китобоями Данди. В 1896 и 1897 г. Томпсон отправлялся в собственные эпические экспедиции к Берингову проливу, представляя правительство Британии в международном расследовании промысла морских котиков. Он воспользовался этой возможностью для сбора многих ценных экспонатов для его музея, в том

числе – японского краба-паука (до сих пор в музее) и редкого скелета стеллеровой морской коровы. Во время пребывания в Данди был членом правления частной больницы для женщин. В 1917 г. Томпсон был назначен главой кафедры естественной истории Сент-Эндрюсского университета, оставаясь на этом посту на протяжении 31 года. Он стал очень известной и почитаемой фигурой в городе, благодаря прогулкам по улицам в спортивной обуви с попугаем на плече, а также изящному академическому эссе о Сент-Эндрюсе в журнале *Country Life* в октябре 1923 г.

Будучи избран членом Королевского общества в 1916 г., Томпсон удостоен рыцарского звания в 1937 г., а также медали Дарвина в 1946 г. За переработанное издание книги «О росте и форме» он получил медаль Даниэля Жиро Эллиота от Национальной академии наук США в 1942 г.



## УРМАНЦЕВ ЮНИР АБДУЛЛОВИЧ

р. 1931

Урманцев Юнир Абдуллович родился в г. Стерлитамаке Башкирской АССР 28 апреля 1931 г. Выпускник школы № 1 г. Ишимбая. В 12 лет он прочитал свою первую книгу по философии – «Избранные философские произведения» Дени Дидро; увлекся «Картинами Мира» и в 1954 г. окончил философский, в 1955 г. – биолого-почвенный факультеты МГУ. В 1963 г. (за два года) окончил аспирантуру Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР. Кандидатская диссертация «О проявлениях и значении правизны и левизны в мире растений» (1963), докторская диссертация «Симметрия природы и природа симметрии» (1974). В последующие

годы ученым проведено множество исследований в разнообразных областях науки, основным результатом которых явилось создание собственного оригинального варианта общей теории систем. Общая теория систем начала разрабатываться Ю.А. Урманцевым в 1968 г. В отличие от предшествующих системных теорий, она построена не на априорных аксиоматических предпосылках, а выведена формально-логическим путем из нескольких фундаментальных философских категорий. Таких категорий всего пять: *Существование, Множество объектов, Единое, Единство, Достаточность*. Соответственно, из утверждений «*существует множество объектов*», «*существует единство множества объектов*» и т. д. строятся базовые понятия ОТС, главным из которых является определение объекта-системы. За свои исследования Ю.А. Урманцев избран действительным членом РАЕН, МАИ и других научных организаций в России, Англии, США. Он удостоен многочисленных научных номинаций.

Дочь Ю.А. Урманцева – Анна Юнировна Урманцева – российский журналист, автор и ведущая программы «Мозговой штурм» на канале «ТВ Центр», ведущая рубрики «Популярная наука», проекта «Научный понедельник» в РИА «Новости».



## ФЕЙНМАН РИЧАРД ФИЛЛИПС

Feynman Richard Phillips

1918–1988

Фейнман (Файнман) Ричард Филлипс – выдающийся американский ученый. Основные достижения относятся к области теоретической физики. Один из создателей квантовой электродинамики. В 1943–1945 годах входил в число разработчиков атомной бомбы в Лос-Аламосе. Разработал метод интегрирования по траекториям в квантовой механике (1948), а также так называемый метод диаграмм Фейнмана (1949) в квантовой теории поля, с помощью которых можно объяснять превращения элементарных частиц. Предложил партонную модель нуклона (1969), теорию квантованных вихрей. Реформатор методов преподавания физики в вузе. Лауреат Нобелевской премии по физике (1965, совместно с С. Томонагой и Дж. Швингером). Помимо Нобелевской премии, Фейнман был удостоен премии Альберта Эйнштейна Мемориального фонда Льюиса и Розы Страусс (1954), премии по физике Эрнеста Орландо Лоуренса Комиссии по атомной энергии Соединенных Штатов Америки (1962) и международной золотой медали Нильса Бора Датского общества инженеров-строителей, электриков и механиков (1973). Фейнман был членом Американского физического общества, Бразильской академии наук и Лондонского королевского общества. Он был избран членом Национальной академии наук США, но позднее вышел в отставку. Кроме теоретической физики, занимался исследованиями в области биологии. С 1950-х годов Фейнман работал исследователем в Калифорнийском технологическом институте. После войны и смерти жены Фейнман чувствовал себя опустошенным, поэтому его не переставало удивлять количество писем, предлагающих ему посты на кафедрах университетов. В конце концов он даже получил приглашение в Принстон – а там преподавали такие гении, как Эйнштейн. Фейнман решил, что если мир хочет его, он его получит, а оправдаются ожидания мира заполучить великого физика или нет – это не его [Фейнмана] проблема. Как только Фейнман прекратил сомневаться в себе и ставить себе какие-то рамки и цели, он снова почувствовал прилив сил и вдохновения. Тогда же Фейнман пообещал себе не работать с тем, с чем он не сможет поиграть. Фейнман продолжил работать над собственной теорией квантовых превращений. Кроме того, он совершил прорыв в понимании физики сверхтекучести, применив к этому явлению уравнение Шредингера. Это открытие, вкуче с объяснением сверхпроводимости, полученным тремя другими физиками немного ранее, дало новый толчок в физике низких температур. Помимо этого, Фейнман работал вместе с Мюрреем Гелл-Манном, первооткрывателем кварков, над теорией «слабого распада», лучше всего проявляющегося в бета-распаде свободного нейтрона на протон, электрон и антинейтрино. Эта работа фактически позволила открыть новый закон природы. Фейнман высказал идею квантовых вычислений. В 1960-х годах по просьбе академии Фейнман потра-

тил три года на создание нового курса физики. Результатом был учебник «Фейнмановские лекции по физике», который и по сей день считается одним из лучших учебников по общей физике для студентов. Фейнман также сделал важный вклад в методологию научного познания, разъясняя студентам принципы научной честности и публикуя соответствующие статьи (например, о культе карго). В 1964 году Фейнман прочитал в Корнелльском университете 7 популярных лекций по физике «Характер физических законов», которые легли в основу книги.





## ФЁДОРОВ ЕВГРАФ СТЕПАНОВИЧ 1853–1919

Фёдоров Евграф Степанович – великий русский кристаллограф, минералог, математик. Родился 22 декабря 1853 г. в Оренбурге, в семье военного инженера. Вскоре семья переехала в Петербург. Среднее образование Фёдоров получил в военной гимназии, в 1872 г. окончил Военно-инженерное училище. Несмотря на ярко выраженную склонность к математике, свой путь он нашел не сразу: служил поручиком в саперном батальоне, был вольнослушателем Военной медико-хирургической академии, затем поступил в Технологический институт, где прошел полный курс химии.

В возрасте 15 лет Фёдоров увлекся математической теорией многогранников, и именно это определило главное направление его многообразных научных занятий, в которых высочайший уровень научной абстракции органично сочетался с делами сугубо практическими. В 1869 г. он приступил к работе над своей первой книгой «Начала учения о фигурах», которая была закончена в 1879 г. и опубликована в 1885 г. Здесь были даны классификация многогранников, вывод всех видов симметрии для конечных фигур, вывод знаменитых фёдоровских параллелоэдров – многогранников, нацело заполняющих пространство при условии их равенства, параллельной ориентации и смежности по целым граням. В кристаллах – природных многогранниках, столь тесно соединяющих в себе математическую строгость и красоту реального мира, – он увидел свое призвание и поступил (в возрасте 26 лет) на третий курс Горного института. Тогда в кристаллографии преобладало описательное направление, причем рассматривалась в основном лишь внешняя форма кристаллов. Идеи Фёдорова остались непонятыми, и, хотя он закончил обучение первым по списку с занесением имени на мраморную доску, его не оставили при Горном институте. Он оказался в стесненном положении и в течение 10 лет занимал скромную должность делопроизводителя Геологического комитета, а летние месяцы проводил в экспедициях на Северном Урале. Однако именно к этому периоду относятся труды Фёдорова по кристаллографии, составившие эпоху в естествознании, в том числе классический труд «Симметрия правильных систем фигур», содержащий первый вывод 230 пространственных групп симметрии, уточненный в переписке с А. Шёнфлисом. Тем самым Фёдоров описал симметрии всего разнообразия кристаллических структур. В то же время он фактически решил известную с древности задачу о возможных симметричных фигурах. В некотором смысле Фёдоров завершил построение здания классической кристаллографии. Значение открытия Фёдорова можно проиллюстрировать тем, что все изученные до 80-х годов XX века кристаллические структуры укладывались в 230 открытых им пространственных групп и лишь в 1982 году были открыты новые типы структур, не укладывавшиеся в классическую кристаллографию (квазикристаллы и модулированные кристаллы).

В 1895 г. он становится профессором геологии в Московском сельскохозяйственном институте (ныне Тимирязевская академия) и одновременно читает лекции в Горном институте, приезжая для этого из Москвы в Петербург два раза в неделю. В 1905 г. Ученый совет петербургского Горного института обратился к

Е.С. Фёдорову с просьбой занять директорскую должность; он становится первым выборным директором этого института. В том же году семья Фёдоровых переехала в Петербург. За недолгое время пребывания Фёдорова на посту директора резко интенсифицировалась научная работа и преподавателей, и студентов, был основан журнал «Записки Горного института», было открыто разведочно-геологическое отделение, устроена канализация, что пресекло свирепствовавшие в институте эпидемии. По истечении трех лет Совет института единогласно переизбрал его на следующее трехлетие. Однако вторичное избрание Евграфа Степановича встречает отказ со стороны министра Тимашева, видевшего в Фёдорове человека, способствовавшего процветанию среди студенчества революционных настроений.

В первое десятилетие XX века работы Фёдорова получают широкую известность и признание. Ряд иностранных академий и научных обществ избирают его своим членом. Триумфом учения Фёдорова стало определение первых кристаллических структур, осуществленное У.Г. и У.Л. Брэггами в 1913 г. с помощью дифракции рентгеновских лучей. Впервые стали известны конкретные пространственные расположения атомов; симметрия каждого из таких расположений точно соответствовала одной из фёдоровских пространственных групп.

К настоящему времени накоплены сведения о строении сотен тысяч кристаллических веществ. Получение этой огромной бесценной информации было бы невозможно без использования пространственных групп. Некоторые из этих групп встречаются очень часто (десятки тысяч примеров!), другие – гораздо реже, некоторые группы наблюдаются очень редко или даже пока ни разу не встречались. Но какой бы ни оказалась вновь изученная структура – чрезвычайно простой или умопомрачительно сложной, в основе ее обязательно будет лежать одна из пространственных групп, предсказанных Фёдоровым. Перечисление всевозможных пространственных групп – это строгое математическое исследование. Казалось бы, в этой работе Фёдоров проявил себя как природный теоретик. Тем более удивительно, что в его научном наследии огромное место занимают выдающиеся достижения и в делах сугубо практических, относящихся к минералогии и геологии. К числу таких достижений относится так называемый теодолитный метод точного измерения внешней формы кристаллов, основанный на применении двух оригинальных приборов – двукружного гониометра и так называемого «фёдоровского» столика для микроскопа. В те времена такие измерения открывали единственно возможный путь к опосредованному (косвенному) изучению внутренней структуры кристалла. Другим впечатляющим достижением Фёдорова был разработанный им «кристаллохимический анализ», сущность которого заключается в идентификации (установлении индивидуальности) кристаллического вещества по данным о естественной, самопроизвольно возникающей границе кристаллов. Для практической реализации такого анализа Фёдоров составил обширный свод известных к тому времени кристаллографических данных, названный им «Царство кристаллов». (Термин «кристаллохимический», по-видимому, был введен Фёдоровым впервые, однако его смысл существенно отличался от того, что вкладывается в него в настоящее время.) К этому надо добавить, что в течение более чем десяти лет Фёдоров систематически работал в геологических экспедициях на Северном Урале и по итогам проведенных там исследований написал обширный цикл научных работ. Трудно представить себе, как в одном человеке совмещались столь различные интересы, каждый из которых был глубоким и сильным. Между тем внимательное изучение биографии Евграфа

Степановича свидетельствует о необыкновенной цельности его натуры. Пожалуй, он сам лучше всех своих биографов обозначил тот стержень, который соединяет воедино его научные интересы. В одном из своих выступлений Фёдоров говорил: «Уверен, что в ваших глазах представляется весьма странным, почти несообразным, как это гармония математических соотношений могла привести к самым центрам естествознания – минералогии в широком смысле, наконец, геологии в еще более широком. ...То, что кроется в глубоких тайниках человеческого ума, разработка чего ведется как бы независимо от всякого опыта, иногда даже наперекор опыту, часто оказывается более чистой и непогрешимой истиною, чем то, что иногда с громадными усилиями и затратой значительных средств достигается ощупью, как бы без содействия богатых ресурсов человеческого ума». Эти слова с поразительной глубиной и точностью раскрывают неразрывное единство теории и опыта в естествознании.

Февральская и Октябрьская революции 1917 г. произвели на Фёдорова глубокое впечатление, вызвали в нем живое участие. Он верил в светлое будущее России и российской науки и связывал с происходящими в обществе переменами самые смелые надежды и мечты. В 1919 г. он был избран действительным членом обновленной Российской академии наук. Но жизнь в революционном Петрограде была тяжелой, не хватало еды, не хватало тепла. В феврале 1919 г. Фёдоров заболел воспалением легких, 21 мая его не стало.



Предполагаемый автопортрет Фидия в виде лысого старика (Дедала), замахивающегося молотом (атрибутом скульптора) в сцене битвы с амазонками на щите «Афины Парфенос»

Фидий сделал свою статую в соответствии с высотой колонны – на земле она казалась безобразной и непропорциональной. Народ едва не побил его камнями. Когда же обе статуи воздвигли на высокие постаменты, прелесть Фидия стала очевидна, а Алкамен был осмеян. Золотое сечение получило в алгебре обозначение греческой буквой  $\phi$  именно в честь Фидия, мастера, воплотившего его в своих работах.

## ФИДИЙ

ок. 490 г. до н.э. – ок. 430 г. до н.э.

Фидий (греч. Φειδίας) – древнегреческий скульптор и архитектор, один из величайших художников периода высокой классики. Друг Перикла. Фидий владел знаниями о достижениях оптики. Сохранился рассказ о его соперничестве с Алкаменом: обоим были заказаны статуи Афины, которые предполагалось водрузить на высокие



**ШЁНФЛИС АРТУР МОРИЦ**  
**Schoenflies Arthur Moritz**  
**1853–1928**

Шёнфлис Артур Мориз родился в Пруссии в Ландсберге-на-Варте (сейчас Гожув-Велькопольский, Польша). Учился в Берлинском университете в 1870–1875 годах. В марте 1877 г. получил докторскую степень. Следующие шесть лет А. Шёнфлис преподавал геометрию в школе, но продолжал заниматься исследованиями в области аналитической, синтетической и проективной геометрии, что позволило ему в 1884 г. занять место приват-доцента, а в 1892 г. – ассистента профессора прикладной математики в Геттингенском университете. Известен своими работами по применению теории групп в кристаллографии и работами в области топологии (символы Шёнфлиса). Работал в Геттингене, Кенигсберге, Франкфурте. А. Шёнфлис был основателем знаменитого франкфуртского математического семинара и ректором Франкфуртского университета им. И. Гёте. А. Шёнфлис активно переписывался с русским коллегой Е.С. Фёдоровым по поводу уточнения вывода 230 пространственных групп симметрии. А. Шёнфлис был учеником Э.Э. Куммера и К. Вейерштрасса.

Об уважении, которое современники испытывали к А. Шёнфлису, можно судить из писем великого математика, основателя Математического института Геттингенского университета Феликса Клейна (1849–1925). В письме А. Гурвицу<sup>1</sup> Ф. Клейн, в частности пишет: «... Вы, вероятно, догадываетесь, что я хочу рекомендовать Вас и Гильберта, единственных двух специалистов, кто вместе со мной способен гарантировать Геттингену научную значительность... Однако с Вашим назначением связан ряд трудностей... Проблема состоит в том, что у нас уже есть Артур Шёнфлис, для которого я бы хотел создать позицию экстраординариуса с твердым окладом. Но сделать это и для Вас, и для Шёнфлиса вместе мне вряд ли удастся, так как надо пройти и факультет, и министерство... Эту ситуацию можно исправить только назначением Шёнфлиса на должность экстраординариуса». В другом письме Ф. Клейн пишет: «...Ведь все знают, что я работал над этим назначением в течение нескольких лет... Если и с Шёнфлисом меня постигнет неудача, мнение о моем бессилии станет убежденностью. Я буду вынужден советовать молодым математикам не приезжать ко мне, если они надеются сделать научную карьеру в Пруссии».

Все знавшие А. Шёнфлиса отмечали его исключительные человеческие качества, он был любимым преподавателем своих студентов.

Умер А. Шёнфлис во Франкфурте-на-Майне.

---

<sup>1</sup> Гурвиц Адольф – немецкий математик. Ученик Ф. Клейна. Основные труды – по математическому анализу, теории функций, алгебре и теории чисел. Гурвиц написал классическую двухтомную монографию по теории аналитических и эллиптических функций (1922). Одним из первых глубоко исследовал римановы многообразия и их приложения к теории алгебраических кривых; его именем названы числа Гурвица. Решил изопериметрическую проблему. С 1892 года профессор Политехнической школы в Цюрихе. Среди его студентов были Д. Гильберт и А. Эйнштейн.



**ШРЁДИНГЕР ЭРВИН**  
**Schrödinger Erwin Rudolf Josef Alexander**  
**1887–1961**

Шрёдингер Эрвин Рудольф Йозеф Александр – австрийский физик-теоретик, один из создателей квантовой механики. Лауреат Нобелевской премии по физике (1933). Член ряда академий наук мира, в том числе иностранный член Академии наук СССР (1934).

Шрёдингеру принадлежит ряд фундаментальных результатов в области квантовой теории, которые легли в основу волновой механики: он сформулировал волновые уравнения (стационарное и зависящее от времени уравнения Шрёдингера), показал

тождественность развитого им формализма и матричной механики, разработал волномеханическую теорию возмущений, получил решения ряда конкретных задач. Шрёдингер предложил оригинальную трактовку физического смысла волновой функции; в последующие годы неоднократно подвергал критике общепринятую копенгагенскую интерпретацию квантовой механики (парадокс «кота Шрёдингера» и прочее). Кроме того, он является автором множества работ по различным областям физики: статистической механике и термодинамике, физике диэлектриков, теории цвета, электродинамике, общей теории относительности и космологии; предпринял несколько попыток построения единой теории поля. В книге «Что такое жизнь?» Шрёдингер обратился к проблемам генетики, взглянув на феномен жизни с точки зрения физики. Он уделял большое внимание философским аспектам науки, античным и восточным философским концепциям, вопросам этики и религии.



## ШУБНИКОВ АЛЕКСЕЙ ВАСИЛЬЕВИЧ 1887–1970

Шубников Алексей Васильевич родился 29 марта 1887 г. в Москве. В 1912 г. Алексей Васильевич окончил Московский университет по физико-математическому факультету и получил диплом с отличием. С 1920 по 1925 г. А.В. Шубников и его семья жили в Екатеринбурге, где Алексей Васильевич преподавал кристаллографию в Уральском политехническом университете. В 1925 г. А.В. Шубникова пригласил в Ленинград выдающийся советский минералог и геолог А.Е. Ферсман. Алексей Васильевич организовал в университете кафедру кристаллографии и научно-исследовательскую лабораторию, которая сразу же вступила в тесный контакт с уральской гранильной фабрикой. А.В. Шубников и его сотрудники занялись очень перспективной, как выяснилось потом, для развития отечественной кристаллографии проблемой – исследованием кристаллов природного кварца и изготовлением пьезокварцевых пластинок. В частности, наблюдаемый в природном кварце пьезоэффект оказался крайне важным для прикладных военных целей – на нем базировались все приборы для радиосвязи, радиолокации. Благодаря исследованиям Алексея Васильевича Шубникова и его школы удастся применить теорию симметрии, в частности обобщенной симметрии, к изучению анизотропии и связанных с ней физических свойств материальной среды. В 1927 и 1929 г. А.В. Шубников был командирован за границу для ознакомления с постановкой кристаллографических и рентгеноструктурных исследований. Он посетил кристаллографические учреждения Германии и Норвегии и работал некоторое время в Институте минералогии и кристаллографии Лейпцигского университета, руководимом Ринне. В Ленинграде Алексей Васильевич Шубников значительно расширил круг своих научных и технических интересов, сотрудничая с Радиевым институтом, с Физико-техническим институтом, с Центральной радиотехнической лабораторией, с Ленинградским отделением Института прикладной минералогии и с Керамическим институтом. Тогда же при его участии была организована крупная лаборатория по обработке драгоценного и поделочного камня в тресте «Русские Самоцветы», существующая под другим названием до сих пор. В эти годы Алексей Васильевич написал ряд крупных монографий по кристаллографии. Это прежде всего «Как растут кристаллы» (1935) – настольная книга для каждого занимающегося вопросами роста кристаллов. Почти одновременно появились «Кварц и его применение» (1940), «Симметрия» (1940), «Основы кристаллографии» (совместно с Е.Е. Флинтом и Г.Б. Бокием) (1940). В тот же период Алексеем Васильевичем Шубниковым было сделано весьма важное открытие – реализованы и изучены пьезоэлектрические текстуры, возможность создания которых им была предсказана ранее в результате теоретического рассмотрения явления пьезоэлектричества. За годы войны под руководством А.В. Шубникова было искусственно выращено более 50 тонн пьезокристаллов сегнетовой соли. Возник, по сути, госзаказ, который не только не дал свернуться работам, начатым А.В. Шубниковым до войны, а, наоборот, решил их и в конечном итоге привел к созданию в 1943 г. целого института под эти задачи. Принимая участие в этой работе, Алексей Васильевич в то же время за-

кончил книгу о пьезоэлектрических текстурах, за которую в 1947 г. ему была присуждена Сталинская премия. Именно Шубников является зачинателем отечественной промышленности синтетических кристаллов сегнетовой соли, кварца, корунда и ряда других, находящихся ныне широкое применение в радио- и квантовой электронике, прецизионном приборостроении, ювелирной и часовой промышленности и ряде других отраслей науки и техники. Начав с поисков природного кварца, А.В. Шубников в результате создал технологию выращивания синтетического рубина – основы сегодняшней квантовой электроники. В 1943 г. лаборатория возвратилась в Москву. В следующем году, по представлению Президиума АН СССР, Совет Министров СССР утвердил преобразование ее в Институт кристаллографии АН СССР. В круг ближайших помощников Алексея Васильевича в это время уже входили Н.В. Белов, Л.М. Беляев, З.Г. Пинскер, Н.Е. Веденеева, М.В. Классен-Неклюдова, Н.Н. Шефталъ, А.С. Шеин и др. За двенадцать лет, которые прошли со времени организации института, он превратился в одно из крупных научно-исследовательских учреждений страны. Вместе с ростом института расширяется и его материально-техническая база.

В 1947 г. вышла в свет книга А.В. Шубникова «Образование кристаллов», являющаяся коренной переработкой его классической книги «Как растут кристаллы». Многие оригинальные мысли Алексея Васильевича по кристаллооптике нашли свое отражение в изданной в 1950 г. «Оптической кристаллографии» с совершенно исключительными по замыслу и оформлению иллюстрациями, выполненными самим автором. Замечательные работы А.В. Шубникова в области теории симметрии увенчались в 1951 г. созданием учения об антисимметрии и выводом точечных кристаллографических групп антисимметрии. Учение об антисимметрии справедливо считается самым крупным достижением в области кристаллографической симметрии со времен работ А.В. Гадолина и Е.С. Фёдорова, а пространственные группы антисимметрии получили название шубниковских. Антисимметрия уже давно нашла применение не только в кристаллографии, но и в физике (магнитные группы симметрии), и совершенно очевидно, что ее физическое содержание далеко не исчерпано.

Научное развитие Института кристаллографии шло по тщательно продуманному Алексеем Васильевичем Шубниковым плану, в котором отводилось место всем традиционным направлениям, таким как учение о симметрии, рост кристаллов, рентгеновский, электронографический и нейтронографический структурный анализ, физические свойства кристаллов. Почти одновременно с организацией Института кристаллографии по инициативе А.В. Шубникова была создана специальность физики твердого тела в Горьковском университете, куда он ездил для чтения кратких курсов в течение двух лет, чтобы затем передать дело своим помощникам. В 1953 г. А.В. Шубников возглавил на физическом факультете Московского университета кафедру кристаллофизики. Алексея Васильевича привлекала возможность излагать материал кристаллографии и кристаллофизики подготовленным в области математики и физики студентам на языке точных математических наук и тензорного исчисления. В мастерском и творческом освоении и развитии тензорного метода Алексей Васильевич явился продолжателем виднейших кристаллографов и кристаллофизиков последнего времени – Кюри, Фёдорова, Фохта и Вульфа. А.В. Шубников активно развивал ряд новых направлений, в том числе исследования образования, структуры и свойств жидких кристаллов, изучение структуры биологических объектов, прежде всего атомной структуры белков. Именно это структурно-биологическое направление дало толчок новому



этапу развития Института кристаллографии уже в 1960-е гг. Также крайне важным направлением стала разработка методов выращивания синтетических лазерных кристаллов.

А.В. Шубниковым написано свыше 350 работ, и все они не только учат, но и воспитывают. Многочисленные блестяще написанные А.В. Шубниковым учебники и монографии служат настольными пособиями для нескольких поколений кристаллографов. Их отличает воплощение физических идей в геометрических образах, образное видение материального мира или все то, что сам Алексей Васильевич называл «кристаллографическим складом ума», использование глубоких и на первый взгляд неожиданных аналогий, соединение абстракции в самом высоком смысле этого слова с тонким, изобретательным и зрительно изящным экспериментом, для которого не существует мелочей.

Алексей Васильевич работал до последнего дня. Он умер 27 апреля 1970 г.

Алексей Васильевич оставил богатое научное наследство в виде монографий и многочисленных статей. Но главное – это созданный им Институт кристаллографии АН СССР, крупнейший научный центр нашей страны, развивающий науку о кристаллах и создающий научную основу промышленности монокристаллов, названный в 1971 г. именем своего основателя.

Вся жизнь Алексея Васильевича Шубникова является примером искреннего и яркого служения науке.



## ЭЙЛЕР ЛЕОНАРД Euler Leonhard 1707–1783

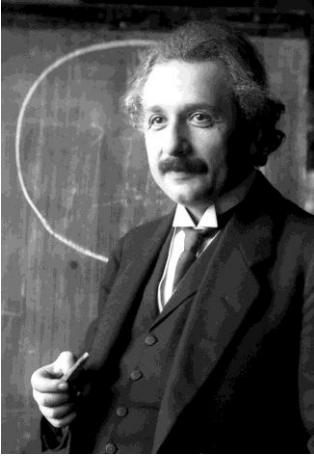
Эйлер Леонард родился в Базеле (Швейцария) 15 апреля 1707 г. в семье пастора и провел детство в близлежащем селении, где его отец получил приход. Здесь на лоне сельской природы, в благочестивой обстановке скромного пасторского дома Леонард получил начальное воспитание, наложившее глубокий отпечаток на всю его последующую жизнь и мировоззрение. Обучение в гимназии в те времена было непродолжительным. Осенью 1720 г. тринадцатилетний Эйлер поступил в Базельский университет, через три года окончил низший – философский факультет и записался, по желанию отца, на теологический факультет. Летом 1724 г. на годичном университетском акте он прочел по-латыни речь о сравнении картезианской и ньютонианской философии. Проявив интерес к математике, он привлек к себе внимание Иоганна Бернулли. Профессор стал лично руководить самостоятельными занятиями юноши и вскоре публично признал, что от проницательности и остроты ума юного Эйлера он ожидает самых больших успехов. Еще в 1725 г. Леонард Эйлер выразил желание сопровождать сыновей своего учителя в Россию, куда они были приглашены в открывавшуюся тогда – по воле Петра Великого – Петербургскую Академию наук. На следующий год он получил приглашение и сам, покинул Базель весной 1727 г. и после семинедельного путешествия прибыл в Петербург. Здесь он был зачислен сначала адъюнктом по кафедре высшей математики, в 1731 г. стал академиком (профессором), получив кафедру теоретической и экспериментальной физики, а затем (1733) кафедру высшей математики. Сразу по приезде в Петербург он полностью погрузился в научную работу и тогда же поразил всех плодотворностью своей деятельности. Многочисленные его статьи в академических ежегодниках, первоначально посвященные преимущественно задачам механики, скоро принесли ему всемирную известность, а позже способствовали и славе петербургских академических изданий в Западной Европе. Непрерывный поток сочинений Эйлера печатался с тех пор в трудах Академии в течение целого века. Наряду с теоретическими исследованиями, Эйлер уделял много времени и практической деятельности, исполняя многочисленные поручения Академии наук. Так, он обследовал разнообразные приборы и механизмы, участвовал в обсуждении способов подъема большого колокола в Московском кремле и т.п. Одновременно он читал лекции в академической гимназии, работал в астрономической обсерватории, сотрудничал в издании Санкт-Петербургских ведомостей, вел большую редакционную работу в академических изданиях и пр. В 1735 г. Эйлер принял участие в работе Географического департамента Академии, внося большой вклад в развитие картографии России. Неутомимая работоспособность Эйлера не была прервана даже полной потерей правого глаза, постигшей его в результате болезни в 1738 г. Осенью 1740 г. внутренняя обстановка в России осложнилась. Это побудило Эйлера принять приглашение прусского короля, и летом 1741 г. он переехал в Берлин, где вскоре возглавил математический класс в реорганизованной Берлинской Академии наук и сло-

весности. Годы, проведенные Эйлером в Берлине, были наиболее плодотворными в его научной деятельности. К этому периоду относится и его участие в ряде острых философско-научных дискуссий, в том числе о принципе наименьшего действия. Переезд в Берлин не прервал, однако, тесных связей Эйлера с Петербургской Академией наук. Он по-прежнему регулярно посылал в Россию свои сочинения, участвовал во всякого рода экспертизах, обучал посланных к нему из России учеников, подбирал ученых на замещение вакантных должностей в Академии и выполнял много других поручений. Религиозность и характер Эйлера не соответствовали окружению «вольнодумного» Фридриха Великого. Это привело к постепенному осложнению отношений между Эйлером и королем, который при этом отлично понимал, что Эйлер является гордостью Королевской Академии. В последние годы своей берлинской жизни Эйлер исполнял фактически обязанности президента Академии, но должности этой так и не получил. В итоге летом 1766 г., несмотря на сопротивление короля, Эйлер принял приглашение Екатерины Великой и вернулся в Петербург, где оставался до конца своей жизни. В том же 1766 г. Эйлер почти полностью потерял зрение. Однако это не помешало продолжению его деятельности. С помощью нескольких учеников, писавших под его диктовку и оформлявших его труды, полуслепой Эйлер подготовил в последние годы своей жизни еще несколько сотен научных работ.

В начале сентября 1783 г. Эйлер почувствовал легкое недомогание. 18 сентября он еще занимался математическими исследованиями, но неожиданно потерял сознание и, по меткому выражению панегириста, «прекратил вычислять и жить». Похоронен на Смоленском лютеранском кладбище в Петербурге, откуда его прах перенесен осенью 1956 г. в некрополь Александро-Невской лавры.

Научное наследие Леонарда Эйлера колоссально. Ему принадлежат классические результаты в математическом анализе. Он продвинул его обоснование, существенно развил интегральное исчисление, методы интегрирования обыкновенных дифференциальных уравнений и уравнений в частных производных. Эйлеру принадлежит знаменитый шеститомный курс математического анализа, включающий *Введение в анализ бесконечно малых*, *Дифференциальное исчисление* и *Интегральное исчисление* (1748–1770). На этой «аналитической трилогии» учились многие поколения математиков всего мира. Эйлер получил основные уравнения вариационного исчисления и определил пути дальнейшего его развития, подведя главные итоги своих исследований в этой области в монографии *Метод нахождения кривых линий, обладающих свойствами максимума или минимума* (1744). Значительны заслуги Эйлера в развитии теории функций, дифференциальной геометрии, вычислительной математики, теории чисел. Двухтомный курс Эйлера *Полное руководство по алгебре* (1770) выдержал около 30 изданий на шести европейских языках. Фундаментальные результаты принадлежат Леонарду Эйлеру в рациональной механике. Он впервые дал последовательно аналитическое изложение механики материальной точки, рассмотрев в своей двухтомной *Механике* (1736) движение свободной и несвободной точки в пустоте и в сопротивляющейся среде. Позже Эйлер заложил основы кинематики и динамики твердого тела, получив соответствующие общие уравнения. Итоги этих исследований Эйлера собраны в его *Теории движения твердых тел* (1765). Совокупность уравнений динамики, представляющих законы количества движения и момента количества движения, крупнейший историк механики Клиффорд Трусделл предložил называть «Эйлеровыми законами механики». В 1752 г. была опубликована статья Эйлера *Открытие нового принципа механики*, в которой он сформулировал в общем виде

ньютоновы уравнения движения в неподвижной системе координат, открыв путь для изучения механики сплошных сред. На этой основе он дал вывод классических уравнений гидродинамики идеальной жидкости, найдя и ряд их первых интегралов. Значительны также его работы по акустике. При этом ему принадлежит введение как «эйлеровых» (связанных с системой отсчета наблюдателя), так и «лагранжевых» (в сопутствующей движущемуся объекту системе отсчета) координат. Замечательны многочисленные работы Эйлера по небесной механике, среди которых наиболее известна его *Новая теория движения Луны* (1772), существенно продвинувшая важнейший для мореходства того времени раздел небесной механики. Наряду с общетеоретическими исследованиями, Эйлеру принадлежит ряд важных работ по прикладным наукам. Среди них первое место занимает теория корабля. Вопросы плавучести, остойчивости корабля и других его мореходных качеств были разработаны Эйлером в двухтомной *Корабельной науке* (1749), а некоторые вопросы строительной механики корабля – в последующих работах. Более доступное изложение теории корабля он дал в *Полной теории строения и вождения кораблей* (1773), которая использовалась в качестве практического руководства не только в России. Значительный успех имели комментарии Эйлера к *Новым началам артиллерии* Б. Робинса (1745), содержавшие, наряду с другими его сочинениями, важные элементы внешней баллистики, а также разъяснение гидродинамического «парадокса Даламбера». Эйлер заложил теорию гидравлических турбин, толчком для развития которой явилось изобретение реактивного «сегнерова колеса». Ему принадлежит и создание теории устойчивости стержней при продольном нагружении, приобретшей особую важность спустя столетие.



**ЭЙНШТЕЙН АЛЬБЕРТ**  
**Einstein Albert**  
**1879–1955**

Эйнштейн Альберт – физик-теоретик, один из основателей современной теоретической физики, лауреат Нобелевской премии по физике 1921 года, общественный деятель-гуманист. Жил в Германии (1879–1893, 1914–1933), Швейцарии (1893–1914) и США (1933–1955). Почетный доктор около 20 ведущих университетов мира, член многих академий наук, в том числе иностранный почетный член АН СССР (1926). Эйнштейн – автор более 300 научных работ по физике, а также около 150 книг и статей в области истории и философии науки, публицистики

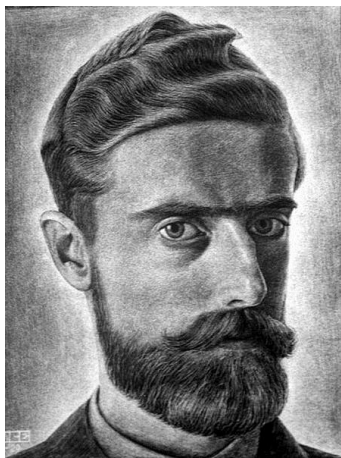
и др. Он разработал несколько значительных физических теорий:

- Специальная теория относительности (1905). В ее рамках – закон взаимосвязи массы и энергии.
- Общая теория относительности (1907–1916).
- Квантовая теория фотоэффекта.
- Квантовая теория теплоемкости.
- Квантовая статистика Бозе – Эйнштейна.
- Статистическая теория броуновского движения, заложившая основы теории флуктуаций.
- Теория индуцированного излучения.
- Теория рассеяния света на термодинамических флуктуациях в среде.

Он также предсказал «квантовую телепортацию», предсказал и измерил гиромангнитный эффект Эйнштейна – де Хааза. С 1933 года работал над проблемами космологии и единой теории поля. Эйнштейну принадлежит решающая роль в популяризации и введении в научный оборот новых физических концепций и теорий. В первую очередь это относится к пересмотру понимания физической сущности пространства и времени и к построению новой теории гравитации взамен ньютоновской. Эйнштейн также, вместе с Планком, заложил основы квантовой теории. Эти концепции, многократно подтвержденные экспериментами, образуют фундамент современной физики.

Сто лет назад в рамках общей теории относительности А. Эйнштейн предсказал существование гравитационных волн, которые были зарегистрированы 14 сентября 2015 г. согласно объявлению Национального научного фонда США, в 5:51 утра по времени восточного побережья США одновременно двумя обсерваториями LIGO – в штатах Луизиана и Вашингтон. Таким образом, решена одна из важнейших задач, стоявших перед физиками на протяжении последних 100 лет.

Ученый активно выступал против войны, против применения ядерного оружия, за гуманизм, уважение прав человека, взаимопонимание между народами.



**ЭШЕР МАУРИЦ КОРНЕЛИС**  
**Escher Maurits Cornelis**  
**1898–1972**

Эшер Мауриц Корнелис – нидерландский художник-график. Известен прежде всего своими концептуальными литографиями, гравюрами на дереве и металле, в которых он мастерски исследовал пластические аспекты понятий бесконечности и симметрии, а также особенности психологического восприятия сложных трехмерных объектов, самый яркий представитель имп-арта.

---

## АВТОРЫ



**Гелашвили Давид Бежанович**

Доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Лауреат Премии Правительства Российской Федерации в области науки и техники (2010 г.) и Премии г. Нижнего Новгорода (2001, 2009, 2016 г.).



**Чупрунов Евгений Владимирович**

Доктор физико-математических наук, профессор, заведующий кафедрой кристаллографии и экспериментальной физики физического факультета и ректор Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Награжден орденом «Знак Почета» (1976 г.) и орденом Дружбы (2015 г.). Лауреат Премии г. Нижнего Новгорода (2002 г.).



**Сомов Николай Викторович**

Кандидат физико-математических наук, доцент кафедры кристаллографии и экспериментальной физики физического факультета Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.



### **Марычев Михаил Олегович**

Кандидат физико-математических наук, доцент кафедры кристаллографии и экспериментальной физики физического факультета Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.



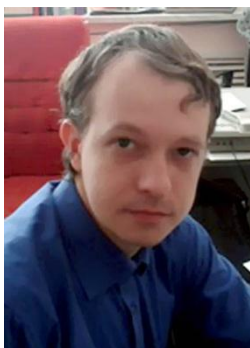
### **Нижегородцев Александр Александрович**

Кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры экологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.



### **Маркелов Иван Николаевич**

Кандидат биологических наук, ассистент кафедры экологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.



### **Якимов Василий Николаевич**

Доктор биологических наук, старший преподаватель кафедры экологии Института биологии и биомедицины Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.



---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Предисловие</b> .....	5
<b>От авторов</b> .....	6
<b>Введение</b> .....	8
<b>Глава I. Симметрия как парадигма естественно-научной картины мира</b> .....	11
1.1. Симметрия и псевдосимметрия .....	13
1.2. Псевдосимметрия и биосимметрия .....	24
<b>Глава II. Элементы теоретико-группового анализа псевдосимметрии биообъектов</b> .....	37
2.1. Количественная оценка степени симметричности биообъектов .....	39
2.2. Элементы точечной симметрии в приложении к описанию псевдосимметрии биообъектов .....	44
2.3. Основные положения теории групп .....	47
2.4. Точечные группы симметрии и их приложение к биообъектам .....	53
2.5. Принципы Неймана и Кюри в приложении к биообъектам .....	57
<b>Глава III. Анализ псевдосимметрии двумерных изображений биообъектов</b> .....	63
3.1. Методы оценки псевдосимметрии 2D-изображений биообъектов .....	65
3.2. Псевдосимметрия венчика цветка .....	68
3.3. Псевдосимметрия морских звезд .....	75
3.4. «Красота форм в природе» Э. Геккеля на языке теории групп .....	81
3.5. Преобразования симметрии в онтогенезе .....	97
3.6. Статистический анализ псевдосимметрии биообъектов .....	106
<b>Глава IV. Анализ псевдосимметрии и асимметрии трехмерных изображений биообъектов</b> .....	115
4.1. Методы оценки псевдосимметрии 3D-изображений биообъектов .....	117
4.2. Анализ псевдосимметрии 3D-изображений биообъектов .....	126
4.3. Анализ асимметрии формы трехмерных биообъектов методами геометрической морфометрии .....	138
<b>Глава V. Из соображений симметрии... (вместо заключения)</b> .....	147
<b>Рекомендуемая литература</b> .....	161
<b>Глоссарий</b> .....	167
<b>Приложение 1. Комплекс программных продуктов BioPs</b> .....	175
<b>Приложение 2. Комплекс программных продуктов Symmetry 3D</b> .....	193

<b>Приложение 3. Избранные статьи</b> .....	207
<i>Фейнман Р.</i> Симметрия физических законов.....	209
<i>Войтеховский Ю.Л.</i> О кристаллах, полиэдрах, радиоляриях, вольфоксах, фуллеренах и немного – о природе вещей .....	225
<i>Беклемишев В.Н.</i> Симметрия животных и ее проявление у простейших (Protozoa).....	234
<i>Чупрунов Е.В.</i> Федоровская псевдосимметрия кристаллов. Обзор .....	249
<i>Сомов Н.В., Чупрунов Е.В.</i> Программа PseudoSymmetry для исследования псевдосимметрии атомных структур кристаллов.....	268
<i>Д'Арси В. Томпсон.</i> К теории трансформаций или сравнение родственных форм.....	272
<i>Исаева В.В.</i> Преобразования симметрии в онтогенезе и эволюции.....	281
<b>Приложение 4. Биографический словарь</b> .....	299
<b>Авторы</b> .....	358

---

# CONTENTS

<b>Preface</b> .....	5
<b>From the authors</b> .....	6
<b>Introduction</b> .....	8
<b>Chapter I: Symmetry as a paradigm of natural science worldview</b> .....	11
1.1. Symmetry and pseudosymmetry .....	13
1.2. Pseudosymmetry and biosymmetrics .....	24
<b>Chapter II. Elements of group-theoretical analysis of pseudosymmetry in biological objects</b> .....	37
2.1. Quantitative assessment of the degree of biological objects' symmetry .....	39
2.2. Point symmetry elements as applied to the description of pseudosymmetry of biological objects .....	44
2.3. Main points of the group theory .....	47
2.4. Point symmetry groups and their application to biological objects .....	53
2.5. The Neumann and Curie principles as applied to biological objects .....	57
<b>Chapter III. Pseudosymmetry analysis of two-dimensional images of biological objects</b> .....	63
3.1. Methods for assessing pseudosymmetry of 2D-images of biological objects .....	65
3.2. Flower corolla pseudosymmetry .....	68
3.3. Starfish pseudosymmetry .....	75
3.4. Haeckel's «Art Forms in Nature» in the language of the group theory .....	81
3.5. Symmetry transformations in ontogeny .....	97
3.6. Statistical analysis of pseudosymmetry of biological objects .....	106
<b>Chapter IV: Pseudosymmetry and asymmetry analysis of 3D-images of biological objects</b> .....	115
4.1. Methods for assessing pseudosymmetry of 3D-images of biological objects .....	117
4.2. Pseudosymmetry analysis of 3D-images of biological objects .....	126
4.3. Asymmetry analysis of the shape of 3D-biological objects by geometric morphometric methods .....	138
<b>Chapter V. For the reasons of symmetry... (instead of the conclusion)</b> .....	147
<b>Recommended reading</b> .....	161
<b>Glossary</b> .....	167
<b>Appendix 1. BioPs software package</b> .....	175
<b>Appendix 2. Symmetry 3D software package</b> .....	193

<b>Appendix 3. Selected articles</b> .....	207
<i>Feynman R.</i> Symmetry of physical laws .....	209
<i>Voytekhovskiy Yu.D.</i> About crystals, polyhedra, radiolarians, volvoxes, fullerenes and a little about the nature of things .....	225
<i>Beklemishev V.N.</i> Animal symmetry and its manifestation in protozoans (Protozoa) .....	234
<i>Chuprunov E.V.</i> Fedorov pseudosymmetry of crystals. Overview .....	249
<i>Somov N.V., Chuprunov E.V.</i> PseudoSymmetry software for studying the pseudosymmetry of crystal atomic structures .....	268
<i>D'Arcy V. Thompson.</i> Theory of transformations, or <i>the comparison of related forms</i> .....	272
<i>Isaeva V.V.</i> Symmetry transformations <i>in</i> ontogeny and evolution .....	281
<b>Appendix 4. Biographical dictionary</b> .....	299
<b>About the authors</b> .....	358

**Давид Бежанович Гелашвили  
Евгений Владимирович Чупрунов  
Николай Викторович Сомов  
Михаил Олегович Марычев  
Александр Александрович Нижегородцев  
Иван Николаевич Маркелов  
Василий Николаевич Якимов**

**ПСЕВДОСИММЕТРИЯ  
В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ**

*Под общей редакцией проф. Д.Б. Гелашвили и проф. Е.В. Чупрунова*

Формат 70x108/16. Печать цифровая. Бумага офсетная.  
Уч.-изд. л. 34,2. Усл. печ. л. 31,5. Тир. 500. Зак. 915.

Издательство Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.  
603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23.

Отпечатано в типографии  
Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского.  
603000, Нижний Новгород, ул. Б. Покровская, 37.