



Из опыта преподавания. XV. Кристаллографические бордюры и филлотаксис

Ю. Л. Войтеховский, А. Д. Гунченкова

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия
vojtehovskij@herzen.spb.ru

Филлотаксис — упорядоченное расположение листьев на стеблях и ветках растений. Его причина состоит в том, что каждый вид в ходе эволюции оптимизировал световой поток для каждого листа. Найденный оптимум закрепился в генотипе и стал фенотипическим признаком. Возможность применения идей кристаллографии в ботанике показана О. Браве. В данной статье предложено описывать расположения листьев на горизонтальной ветке в терминах теории бордюров. Теоретически непротиворечивыми оказались все семь возможных типов бордюров. Предложенная номенклатура в терминах операций симметрии строго фиксирует ортогональное и косое расположение симметричных и асимметричных листьев на ветке. Для всех типов бордюров установлены ботанические прототипы.

Ключевые слова: кристаллография, систематика и иерархия бордюров, филлотаксис

From teaching experience. XV. Crystallographic borders and phyllotaxis

Yu. L. Voytekhovsky, A. D. Gunchenkova

A. I. Herzen Russian State Pedagogical University, Saint Petersburg, Russia

Phyllotaxis is an orderly arrangement of leaves on plant stems and branches. Its origin is that each species in the course of evolution optimized the light flux for each leaf. The found optimum was fixed in the genotype and became a phenotypic trait. The possibility to use the crystallographic ideas in botany was shown by A. Bravais. The given paper proposes to describe the arrangement of leaves on a horizontal branch in terms of the theory of borders. All seven possible types of borders are found to be theoretically consistent. The suggested nomenclature in terms of symmetry operations strictly fixes straight and oblique arrangement of symmetrical and asymmetrical leaves on branches. Botanical prototypes have been established for all types of borders.

Keywords: crystallography, systematics and hierarchy of borders, phyllotaxis

Введение

Поводом для написания данной статьи явилось предположение о возможности применения теории бордюров в ботанике, опираясь на такое явление, как филлотаксис.

Филлотаксис — упорядоченное расположение листьев на стеблях и ветках растений. На него обратили внимание уже в древности. В научной форме его пытался описать Л. да Винчи на рубеже XV и XVI вв. И. Кеплер в 1611 г. упоминает его в сочинении «О шестиугольных снежинках» (Кеплер, 1982). Ш. Бонне в 1754 г. обнаружил в спиральном филлотаксисе некоторых растений золотое сечение. А. Браун в 1830 г. и К. Ф. Шимпер в 1835 г. выполнили систематические измерения. А братья О. и Л. Браве в 1837 г. не только связали спиральный филлотаксис с рядами Фибоначчи, но и доказали с ним ряд теорем. Поиски способов математического описания обратили внимание ботаников на активно развивавшуюся науку о правильных формах кристаллов. Закономерно, что О. Браве прославился и здесь, найдя в 1848 г. 14 решеток — фундаментальный результат, описывающий трансляционное упорядочение кристаллов (Браве, 1974).

Объяснение филлотаксиса состоит в том, что каждый вид растения в ходе эволюции решал задачу опти-

мизации светового потока и обеспечения фотосинтеза в каждом листе. Оптимумы закрепились в генотипах и стали видовыми фенотипическими признаками. На практике издавна используются вербальные описания расположений листьев на стебле и ветке: очередное, супротивное, кососупротивное, кольчатое, мутовчатое... (Горянинов, 1841; Ванин, 1967; Буданцев, Яковлев, 2006; Сорокина, Бубырева, 2010; Шишкин, 2020; Пескова, 2022). Но если винтовой филлотаксис на стебле отмечен указанной выше математической теорией (по сути, сводящейся к винтовым осям разрешенных и запрещенных в кристаллографии рациональных, и, может быть, даже иррациональных порядков), то для листьев на горизонтальной ветке тем дело и заканчивается. Математическая морфология растений перешагнула эту проблему и поспешила далее. Между тем для этого случая подходит кристаллографическая теория бордюров.

Кристаллографические бордюры

Напомним, что в кристаллографии бордюром называется линейно упорядоченный (ритмично повторяющийся) односторонний орнамент (Шубников, 1940; Вайнштейн, 1979). Всякий бордюр состоит из одинаковых кластеров, полученных из асимметричного эле-

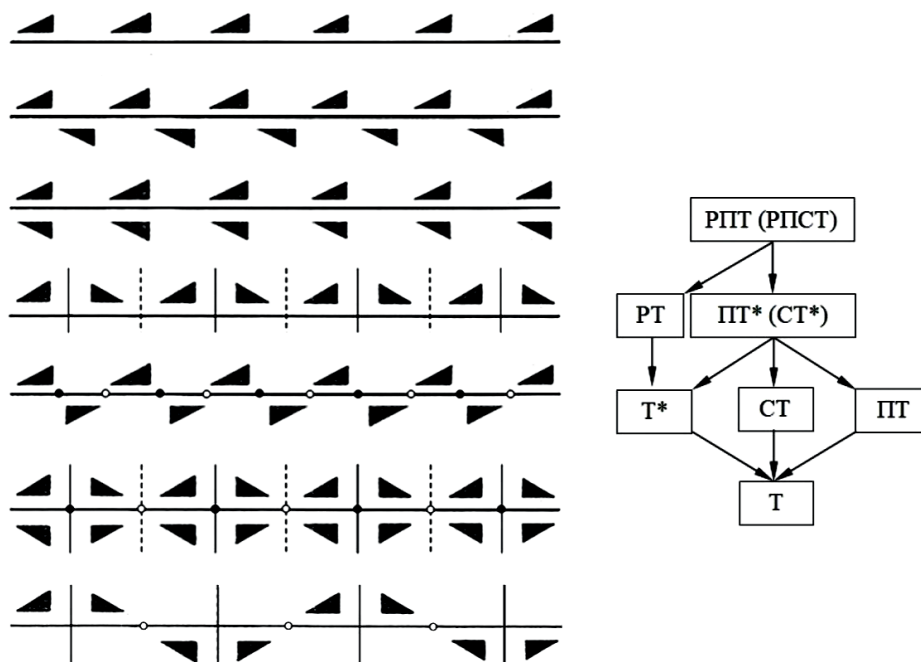


Рис. 1. 7 типов бордюров (сверху вниз: Т, Т*, РТ, ПТ, СТ, РПТ, ПТ*) и их иерархия

Fig. 1. 7 types of borders (from top to bottom: T, T*, PT, ПТ, СТ, РПТ, ПТ*) and their hierarchy

мента одной или несколькими операциями симметрии, совместимыми с односторонней полосой. Им отвечают элементы симметрии: продольная плоскость Р, поперечная П, центр инверсии С на их пересечении и без них (во всех случаях эквивалентен оси L_2 , ортогональной к полосе), конечная трансляция Т и плоскость скользящего отражения Т* (композиция Т и отражения в Р на половине шага трансляции). Теория сводится к тому, чтобы исходный асимметричный элемент размножить в бордюр всеми возможными комбинациями этих операций. В двух простейших случаях элемент порождает бордюры операциями Т и Т*. Доказано, что всего возможны 7 бордюров (рис. 1, слева).

Это кажется невероятным ввиду огромного разнообразия линейных орнаментов, окружающих нас в природе и дизайне. Но все это разнообразие представлено в устройстве исходного элемента, обозначенного на рис. 1 асимметричным треугольником. Сплошными линиями показаны: направление трансляции Т, совпадающий с ним след Р и плоскости П в кластерах, штрихами — дополнительные плоскости П, появляющиеся между кластерами в силу теорем. Черными кружками показаны центры инверсии С в кластерах; белыми — дополнительные центры между ними. Каждый бордюр назван минимально достаточным или полным списком порождающих операций симметрии (Войтеховский, 2020).

Бордюры соподчинены нетривиальным образом (рис. 1, справа). Иерархию легко установить сравнением названий. Надо лишь иметь в виду, что операция Т входит в Т*, а Т* — в композицию РТ. По стрелкам от высшей группы симметрии РПТ (полное имя — РПСТ, центр инверсии С появляется автоматически на пересечении Р и П; аналогично бордюр ПТ* имеет второе имя — СТ*) можно разными путями спуститься к низшей группе Т. Она самая простая в схеме, но в математическом смысле нетривиальна. Иерархия подгрупп любой группы (в нашем случае — группы симметрии

РПТ) должна завершиться тривиальной подгруппой Е (подобной 1 при умножении чисел). У нас она отвечает не бордюру, а неупорядоченному линейному узору и имеет ясную ботаническую интерпретацию — незакономерное расположение листьев на ветке.

Ботанические бордюры

Кристаллографические бордюры — односторонние орнаменты. Именно это позволяет использовать их для описания ритмичных расположений листьев (у которых верхняя, то есть обращенная к солнцу, сторона радикально отлична от нижней) на горизонтальной ветке, когда все они условно лежат в одной плоскости. Но возможны варианты: 1) лист расположен косо к ветке по ходу ее роста, и тогда неважно, симметричен он или асимметричен; 2) лист ортогонален к ветке, и тогда важно, он симметричен (2а) или асимметричен (2б). Случай 1 согласуется с бордюрами Т, Т*

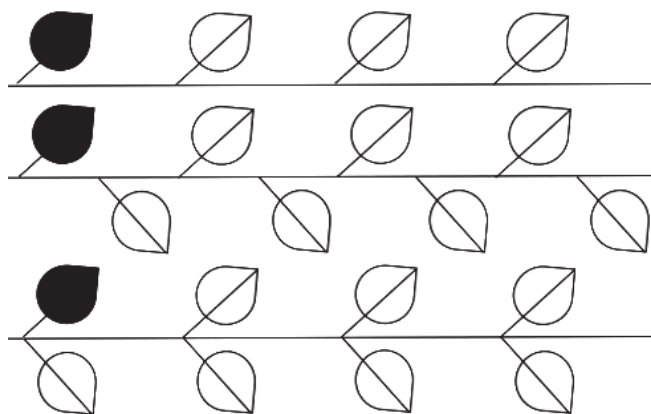


Рис. 2. Симметричный лист, косое расположение. Сверху вниз: Т, Т* и РТ

Fig. 2. Symmetrical leaf, oblique arrangement. From top to bottom: Т, Т*, and РТ

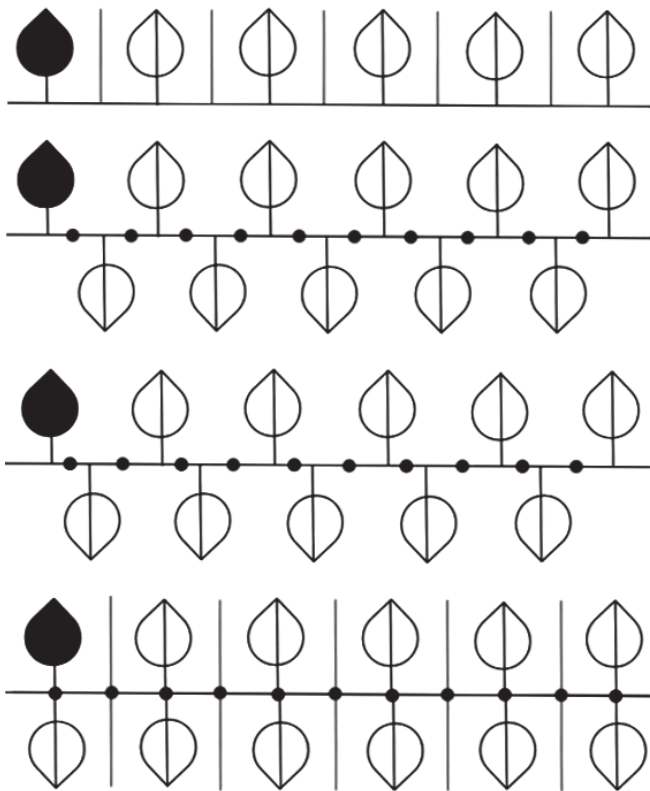


Рис. 3. Симметричный лист, прямое расположение. Сверху вниз: ПТ, ПТ*, СТ и РПТ

Fig. 3. Symmetrical leaf, straight arrangement. From top to bottom: ПТ, ПТ*, СТ and РПТ

и РТ (рис. 2). Черным показан лист, с которого начинается построение бордюра. Другие варианты противоречивы — в них правильное положение листа сочетается с обратным. В случае 2а лист состоит из асимметричных половинок, связанных плоскостью П, и с точки зрения теории бордюров должен рассматриваться как кластер. Он сочетается с бордюрами ПТ, ПТ*, СТ и РПТ (рис. 3). Бордюры ПТ* и СТ похожи. Но в ПТ* каждый нижний (верхний) лист расположен строго посередине между верхними (нижними). В СТ кластер из двух противоположно ориентированных листьев транслируется на произвольный шаг. Случай 2б с точки зрения симметрии сводится к варианту 1.

Рис. 1 (справа) показывает, как бордюры соподчинены по группе симметрии, обычно сопоставляемой с совершенством организации. Если в кристаллографии это не приносит смысловых искажений, то в ботанике может быть рискованно, а то и недопустимо. Эволюционные стратегии растений столь сложны, что, скорее всего, их морфологию нельзя выстраивать на лестнице совершенства, ориентируясь только на симметрию расположения листьев. Достаточное применение предлагаемого подхода — точная фиксация таких расположений в рамках строгой исчерпывающей систематики.

Природные прототипы

Несложно найти реальные прототипы всех ботанических бордюров в парках и ботанических садах Санкт-Петербурга (рис. 4, 5). У хамедореи Зейфрица (рис. 4) за элемент повторяемости следует принять пару листьев, близко прирастающих по разные стороны ветки, но всегда разделенных небольшим интервалом. Более сложная интерпретация — допустить, что изначально листья растут ортогонально ветке (бордюр СТ, рис. 3) и наклоняются к ней по мере роста. Вопрос требует изучения. Но показательно, что точная фиксация ситуации породила вопрос об онтогенезе растения. У вербейника монетного (рис. 5) тип ПТ принят на том основании, что его мутовки из двух листьев ориентированы вверх и обладают внутренней симметрией, но может быть оспорен. О частоте разных бордюров у растений говорить рано. По нашим данным, типы Т* и РТ самые частые, тип ПТ наиболее редок, что и не позволило дать более убедительный пример.

Чередование типов

При внимательном рассмотрении сложноустроенных (перистых) листьев, их расположений на веточках, а тех — на ветках предыдущего порядка (более крупных) можно видеть сохранение или изменение типов бордюров. Ситуацию удобно фиксировать в предложенной номенклатуре. Так, сохранение типа имеет место у кизильника (*Cotoneaster* sp.). Т* → Т* и бузины чёрной (*Sambucus nigra*) — РПТ → РПТ. У робинии псеудоакациевой (*Robinia pseudoacacia*) замечено измене-



Рис. 4. Косое расположение, слева направо: Т — хамедорея (*Chamaedorea seifrizii*), Т* — кизильник (*Cotoneaster* sp.), РТ — церцидифиллум (*Cercidiphyllum japonicum*)

Fig. 4. Oblique arrangement, from left to right: Т — *Chamaedorea seifrizii*, Т* — *Cotoneaster* sp., РТ — *Cercidiphyllum japonicum*



Рис. 5. Прямое расположение, слева направо: ПТ — вербейник (*Lysimachia nummularia*), ПТ* — кочедыжник (*Athyrium filix-femina*), СТ — замиокулькас (*Zamioculcas zamiifolia*), РПТ — вика (*Vicia sepium*)

Fig. 5. Straight arrangement, from left to right: ПТ — *Lysimachia nummularia*, ПТ* — *Athyrium filix-femina*, СТ — *Zamioculcas zamiifolia*, РПТ — *Vicia sepium*



Рис. 6. Чередование типов расположения (слева направо): Т* → Т* — кизильник (*Cotoneaster sp.*), РПТ → РПТ — бузина чёрная (*Sambucus nigra*), ПТ* → [СТ + РПТ] — робиния псевдоакациевая (*Robinia pseudoacacia*), Т* → [РПТ → ПТ* → Т*] — кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*)

Fig. 6. Alternating arrangement types (from left to right): Т* → Т* — *Cotoneaster sp.*, РПТ → РПТ — *Sambucus nigra*, ПТ* → [СТ + РПТ] — *Robinia pseudoacacia*, Т* → [РПТ → ПТ* → Т*] — *Athyrium filix-femina*

ние типа, причем двоякое: ПТ* → [СТ + РПТ]. Особый интерес представляют папоротники, прославленные как геометрические фракталы (Мандельброт, 2002). Но это не всегда так. У кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina*) нами установлена череда типов вдоль последней веточки: Т* → [РПТ → ПТ* → Т*] (рис. 6). Два последних примера показывают, что фенотип вида согласуется с лабильностью индивида. Она позволяет оптимизировать освещенность листьев их небольшими сдвигами и наклонами вдоль ветки (оси трансляции). Все эти нюансы легко фиксируются номенклатурой бордюров.

Закключение

Итак, для описания расположений листьев на условно горизонтальной ветке теоретически непротиворечивы все 7 кристаллографических бордюров. Номенклатура по порождающим операциям симметрии однозначно фиксирует прямое положение симметричного листа (ПТ, СТ, РПТ, ПТ*) или косое симметричного и асимметричного (Т, Т*, РТ). Сбой периодичности в положении листьев по шагу трансляции Т или отсутствие листа в нужном месте бордюра означает, что природа избрала иной путь рациональности для оптимизации светового потока для каждого листа.

Этот тип организации выше отмечен как тривиальная группа симметрии. Все прототипы бордюров установлены авторами в природе.

Выше неявно предполагалось, что листья вдоль ветки имеют одинаковый размер. Это в общем не так — в направлении роста ветки их размер уменьшается. И тогда для описания можно применить симметрию подобия (Шубников, 1960). Плоскость симметрии листа, косо ориентированного к ветке, можно принять за плоскость гомологии (Михеев, 1961). Листья на дугообразной ветке можно описать в терминах криволинейной симметрии (Наливкин, 1925, 1951, Падуров, 1926; Шафрановский, 1979). Для описания расположения листьев на стеблях уже используются винтовые оси. Кристаллография дает для этого стройную теорию (Вайнштейн, 1979). Наконец, вместо одного листа природа предлагает кластеры-мутовки (соцветия, несколько листьев, лист с иглой и т. д.). Считать их элементами бордюра или относить такую организацию к тривиальной группе симметрии — вопрос открытый. В последнем случае важно понять, как природа оптимизировала световой поток, избежав бордюра в расположении листьев.

Формирование кроны — сложный процесс. Ветви и листья на них поворачиваются к свету, мешая соседям и испытывая помехи. Описание этого процесса



много сложнее астрономической «задачи трех тел», которая в общем случае не имеет решения в конечных аналитических выражениях. А деревья раз за разом строят могучие кроны, удивляя нас изгибами сотен ветвей и шелестом тысяч листьев. Достоин удивления, что нам удается найти во всем этом хоть какие-то закономерности.

Авторы благодарят рецензентов за замечания, способствовавшие лучшему изложению результатов.

Литература / References

- Браве О. Избранные научные труды. Кристаллографические этюды. Л.: Наука, 1974. 419 с.
- Bravais A. Selected scientific works. Crystallographic etudes. Leningrad: Nauka, 1974, 419 p. (in Russian)
- Буданцев А. Л., Яковлев Г. П. Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М.: Изд-во КМК, 2006. 799 с.
- Budantsev A. L., Yakovlev G. P. Illustrated identifier of plants of the Leningrad region. Moscow: KMK Press, 2006, 799 p. (in Russian)
- Вайнштейн Б. К. Современная кристаллография. Т. 1. Симметрия кристаллов, методы структурной кристаллографии. М.: Наука, 1979. 384 с.
- Weinstein B. K. Modern crystallography. Vol. 1. Symmetry of crystals, methods of structural crystallography. Moscow: Nauka, 1979, 384 p. (in Russian)
- Ванин А. И. Определитель деревьев и кустарников. М.: Лесная промышленность, 1967. 236 с.
- Vanin A. I. Identifier of trees and shrubs. Moscow: Forest Industry Press, 1967, 236 p. (in Russian)
- Войтеховский Ю. Л. Из опыта преподавания. VI. Симметрия бордюров // Вестник геонаук. 2020. № 8(308). С. 28–31. DOI:10.19110/geov.2020.8.4
- Voytekhsy Yu. L. From the experience of teaching. VI. Symmetry of borders. Vestnik of Geosciences, 2020, 8(308), pp. 28–31. DOI:10.19110/geov.2020.8.4 (in Russian)
- Горянинов П. Основания ботаники. СПб., 1841. 375 с.
- Goryaninov P. Foundations of Botany. Saint Petersburg, 1841, 375 p. (in Russian)
- Кеплер И. О шестиугольных снежинках. М.: Наука, 1982. 192 с.
- Kepler I. About hexagonal snowflakes. Moscow: Nauka, 1982, 192 p. (in Russian)
- Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: Ин-т комп. исслед., 2002. 656 с.
- Mandelbrot B. Fractal geometry of nature. Moscow: Inst. of Comp. Research, 2002, 656 p. (in Russian)
- Михеев В. И. Гомология кристаллов. Л.: Гостоптехиздат, 1961. 208 с.
- Mikheev V. I. Homology of Crystals. Leningrad: Gostoptekhizdat, 1961, 208 p. (in Russian)
- Наливкин Д. В. Элементы симметрии органического мира // Изв. Биол. научно-иссл. ин-та при Пермском ун-те. 1925. Т. 3. Вып. 8. С. 291–297.
- Nalivkin D. V. Elements of symmetry of the organic world. Izv. Biol. Sci. Res. Inst. at Perm Univ., 1925, V.3, 8, pp. 291–297. (in Russian)
- Наливкин Д. В. Криволинейная симметрия // Кристаллография. Труды Федоровской научной сессии 1949 г. Л.: ЛПИ, 1951. С. 15–23.
- Nalivkin D. V. Curvilinear symmetry. Crystallography. Proc. Fedorov Sci. Session 1949, Leningrad: Mining Inst., 1951, pp. 15–23. (in Russian)
- Падуров Н. Н. О криволинейной симметрии // Зап. Рос. минерал. об-ва. 1926. Ч. 55. Вып. 2. С. 314–334.
- Padurov N. N. On curvilinear symmetry. Proc. Russ. Mineral Soc., 1926, 55(2), pp. 314–334. (in Russian)
- Пескова И. М. Деревья и кустарники России. Определитель. М.: Аванта, 2022. 96 с.
- Peskova I. M. Trees and shrubs of Russia. Identifier. Moscow: Avanta, 2022, 96 p. (in Russian)
- Сорокина И. А., Бубырева В. А. Атлас дикорастущих растений Ленинградской области. М.: Изд-во КМК, 2010. 666 с.
- Sorokina I. A., Bubyreva V. A. Atlas of wild plants of the Leningrad region. Moscow: KMK Press, 2010, 666 p. (in Russian)
- Шафрановский И. И. Учение о криволинейной симметрии по Д. В. Наливкину // Зап. Горного ин-та. 1979. Т. 81. С. 55–60.
- Shafranovsky I. I. The doctrine of curvilinear symmetry by D. V. Nalivkin. Proc. Mining Inst., 1979, V. 81, pp. 55–60. (in Russian)
- Шишкин Б. К. Ботанический атлас. М.: Книга по требованию, 2020. 499 с.
- Shishkin B. K. Botanical atlas. Moscow, Book on Demand, 2020, 499 p. (in Russian)
- Шубников А. В. Симметрия. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1940. 176 с.
- Shubnikov A. V. Symmetry. Moscow–Leningrad: Acad. Sci. of USSR, 1940, 176 p. (in Russian)
- Шубников А. В. Симметрия подобия // Кристаллография. 1960. Т. 5. № 4. С. 489–496.
- Shubnikov A. V. Symmetry of similarity. Crystallography, 1960, V. 5, 4, pp. 489–496. (in Russian)

Поступила в редакцию / Received 11.06.2024