

УДК 573.2:57.011

МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ В ФОРМАЛИЗМЕ L-СИСТЕМ

© 2012 г. У.С. Зубаирова¹, А.В. Пененко², С.В. Николаев¹

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: ulyanochka@bionet.nsc.ru;

² Институт вычислительной математики и математической геофизики СО РАН,
Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию 15 июля 2012 г. Принята к публикации 31 августа 2012 г.

Даны краткое описание динамических систем с динамической структурой и формализм L-систем для их представления. На примерах продемонстрировано применение L-систем для моделирования роста растительных тканей и регуляции паттернов распределения параметров, характеризующих состояние системы.

Ключевые слова: биология развития, динамические системы с динамической структурой, математическая модель, L-системы.

ВВЕДЕНИЕ

Развивающиеся организмы – динамические системы с динамической структурой

Выяснение механизмов, которые управляют ростом и развитием организмов, является одной из интереснейших задач биологии. Одним из методов изучения этих явлений является построение формализованных моделей явления, которые должны помочь выяснить взаимную согласованность представлений об отдельных процессах и их соответствие экспериментальным данным. Отличительной чертой изучаемых систем в биологии является изменчивость структуры при условии сохранения определенных обобщенных структурных особенностей – структурных инвариантов. В результате наряду с динамикой переменных состояния системы требуется моделировать динамику ее структуры, что ставит задачу математического моделирования *динамических систем с динамической структурой*.

Например, в некотором аспекте состояние каждой клетки в ткани можно охарактеризовать уровнем экспрессии определенного набора генов –

эти показатели будут являться переменными состояния каждой клетки и в целом – ткани. Описание в этих переменных функционирующей во времени ткани, изменяющей свое состояние под воздействием внешних и/или внутренних причин, дает нам пример динамической системы. Естественно представить ткань как систему, структура которой определяется набором клеток-подсистем, между которыми имеются определенные связи (например, потоки сигналов между соседними клетками). В результате роста и деления клеток клеточное строение ткани меняется: меняется соседство клеток и, следовательно, изменяются потоки сигналов между ними. С абстрактной точки зрения, это пример динамической структуры системы. Динамическая структура системы вносит дополнительную сложность при моделировании, так как мы вынуждены перестраивать топологию системы в процессе моделирования.

Для моделирования таких систем известно несколько формализмов и их реализаций в виде компьютерных программ, например, различные варианты L-систем (Lindenmayer, 1968; Prusinkiewicz, Lindenmayer, 1990; Prusinkiewicz *et al.*, 1993), стохастическая параметризованная грамматика, реализованная в программе Plenum

(<http://computableplant.ics.uci.edu/~guy/Plenum.html>), MGS – язык для моделирования биологических систем (<http://www.ibisc.univ-evry.fr/~mgs/>), CompuCell (<http://www.compuCell3d.org/>).

Представление дискретно-непрерывных моделей организмов в формализме L-систем

В данной работе мы приводим примеры моделей с использованием формализма L-систем (сокращение от Lindenmayer systems). L-системы были введены А. Линденмайером для моделирования развития многоклеточных организмов, образующих линейные и ветвящиеся нитевидные структуры – филаменты (Lindenmayer, 1968). В формализме L-систем организм представляется как упорядоченная структура из дискретных единиц, называемых модулями, при этом формализм не накладывает никаких ограничений на природу модулей. Так, в модели низших организмов модули могут представлять клетки, а в модели высших растений – морфофункциональные единицы, такие, как апикальная меристема, междоузлие, листья, цветы. Каждый модуль представляется символом (буква алфавита L-системы), который характеризует его тип. Эволюция системы заключается в дискретном изменении ее структуры: либо изменяется тип подсистемы, либо вместо одной подсистемы возникает несколько. В формализме L-систем такая эволюция системы моделируется переписыванием строки символов по правилам, определенным в L-системе.

Формально L-система – это упорядоченная тройка $G = \langle V, w, P \rangle$, где V – алфавит системы, w – непустое слово в алфавите V , называемое аксиомой, P – конечное множество правил вида $a \rightarrow u$, сопоставляющих каждому символу a из алфавита V слово u (возможно, пустое) в алфавите V .

Следующий пример (рис. 1) наряду с иллюстрацией работы L-системы демонстрирует одну из биологических интерпретаций данного формализма.

Anabaena catenula. Символы a и b представляют состояния клеток (их размеры и готовность к делению). Индексы *left* и *right* отражают полярность клетки, определяя позиции, в которых появятся новые дочерние клетки типа a и b .

Для описания ветвящихся филаментов в алфавит введены новые служебные символы: «[» и «]» для обозначения начала и конца ветви соответственно, «+» и «-» для обозначения стороны, с которой новая ветвь крепится к материнской. Ветвь крепится к символу, за которым непосредственно следует «[». Ветви могут быть многократно вложены друг в друга: на каждой из ветвей может быть несколько подветвей, которые также имеют свои ответвления, и т. д. Сразу заметим, что введенные новые символы не определяют, под каким углом к исходной оси будет располагаться новая ветвь. И конечный результат во многом зависит от того, как мы будем интерпретировать полученную итоговую строку. Можно, например, использовать для интерпретации «черепашью» графику – в этом случае мы будем получать двумерные изображения (рис. 2). Можно ввести другую интерпретацию и сразу после символа начала ветви добавлять значение угла, под которым эта ветвь будет располагаться по отношению к материнской ветви.

Ввиду дискретной природы L-систем, непрерывный рост модуля в промежутках между применениями правил не описывается моделью, т. е. мы получаем картину через определенные временные интервалы. Однако в динамической системе с динамической структурой нас интересуют два процесса, разные по своей природе: изменение признаков модуля (концентрация веществ, размер и т. п.) и изменение структу-

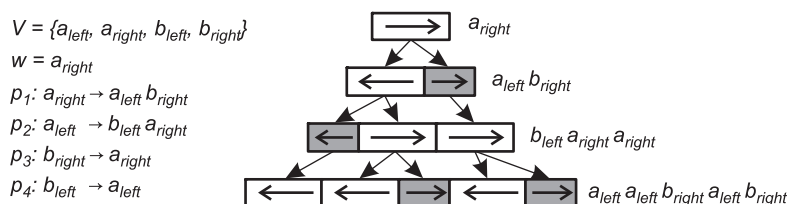


Рис. 1. L-система, моделирующая развитие многоклеточной нитчатой водоросли.

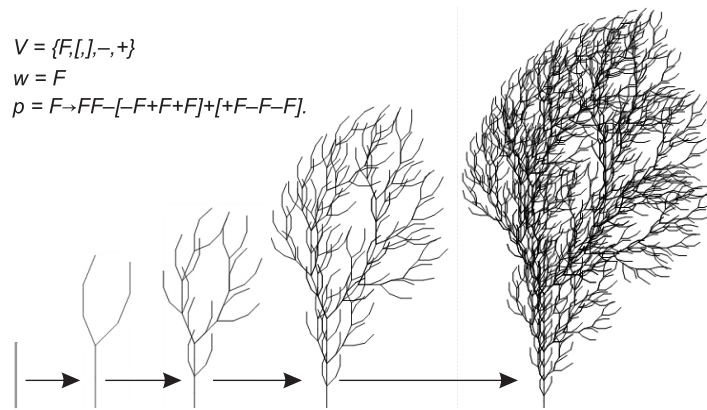


Рис. 2. Пример L-системы, генерирующей ветвящуюся структуру.

На рисунке приведены структуры, полученные на разных шагах работы L-системы.

ры (число и тип модулей). Для моделирования таких систем была разработана модификация, называемая параметризованной L-системой: дополнительно с модулем связан вектор параметров, которые вместе с символом характеризуют состояние модуля. Существенной особенностью параметризованной L-системы является то, что правила переписывания цепочки символов, которые моделируют изменение структуры системы (*динамическая структура*), срабатывают только при выполнении определенных условий на параметры символов (переменные состояния). Параметризованная L-система «работает» на параметризованных словах. Параметризованное слово – это строка, составленная из *модулей* вида $A(a_1, a_2, \dots, a_n)$, каждый из которых содержит букву и связанные с ней параметры. Буква принадлежит алфавиту V , а значения параметров – некоторому произвольному множеству, в том числе множеству вещественных чисел.

Дифференциальные L-системы (dL-системы) являются сужением параметризованных L-систем, когда параметры являются непрерывными функциями времени. Пока параметр w модуля $A(w)$ остается в области определения допустимых значений D_A , система развивается как непрерывная. Как только значения параметров достигают границы области D_A , правило заменяет модуль $A(w)$ его потомком. Это событие происходит дискретно. Выбор правила может зависеть от того, какой сегмент границы области определения был пересечен. Дифференциальные уравнения описывают в

модели непрерывные процессы (например, рост клетки, диффузию веществ в клеточном ансамбле или постепенное удлинение междуузлий). Изменение структуры (например, деление клетки или появление новой ветви) описывается в терминах правил переписывания, которые либо меняют символ (тип модуля), либо стирают символ (например, клетка умирает), либо заменяют один символ на несколько (деление клеток, появление новых фитомеров и т. д.). Правила применяются параллельно, отражая одновременность процессов во всех частях организма. Пример dL-системы будет приведен в следующей главе.

Для спецификации приведенных ниже моделей в формализме L-систем мы использовали пакет *Mathematica*. По своей сути *Mathematica* представляет собой язык программирования высокого уровня, позволяющий реализовывать традиционный процедурный и функциональный стили. Поскольку *Mathematica* имеет встроенную систему переписывания, ее просто использовать для реализации работы L-системы. Правила задаются в виде $a \rightarrow b$, здесь символ a заменяется строкой b . Одновременность применения набора правил организуется также с помощью внутренних функций пакета *Mathematica*. Для правил, срабатывание которых зависит от выполнения условий, наложенных на параметры, применяется запись $a :> b / \text{test}$ (такое правило срабатывает только в том случае если условие *test* верно). Кроме этого, *Mathematica* позволяет достаточно просто создавать графические образы с применением

различных графических примитивов, что удобно для графической интерпретации текущего состояния.

ПРИМЕНЕНИЯ ФОРМАЛИЗМА L-СИСТЕМ

Модель роста нитчатой водоросли *Anabaena catenula*

Anabaena – один из примеров многоклеточного организма с клеточной специализацией: в одних клетках (*вегетативных*) осуществляется фотосинтез, в то время как в других (*гетероцистах*) – фиксация азота. Продукты, вырабатываемые в разных клетках водоросли, распределяются между всеми ее клетками путем диффузии.

Клетки *Anabaena* при делении остаются соединенными и в результате образуют линейные филаменты. В отсутствие аммиака или нитрата в субстрате отдельные гетероцисты разделены между собой примерно 10 вегетативными клетками разного размера. Филамент растет за счет асимметричного деления вегетативных клеток. Так как при этом гетероцисты отодвигаются друг от друга, новые гетероцисты трансформируются из вегетативных клеток приблизительно посередине между двумя уже существующими. Поэтому расстояние между гетероцистами остается в фиксированных границах на протяжении всего процесса развития филамента. Эта особенность структуры и является моделируемым структурным инвариантом.

Модель развития *Anabaena* представлена следующей dL-системой:

initial string $F_h(l_{max}, c_{max}, right) F_v(l_{max}, c_{max}, right) F_h(l_{max}, c_{max}, right)$;

$F(l, c, h) \langle F_v(l, c, h) \rangle F(l, c, h)$;

if $(l < l_{max})$ **and** $(c > c_{min})$ **solve** $\frac{dl}{dt} = rl, \frac{dc}{dt} = \frac{k(c_l - 2c + c_r) - ci}{l} - vc$;

if $(l \geq l_{max})$ **and** $(c > c_{min})$ **and** $(h = right)$

produce $F_v((1-k)l_{max}, c, left) F_v(kl_{max}, c, right)$;

if $(l \geq l_{max})$ **and** $(c > c_{min})$ **and** $(h = left)$

produce $F_v(kl_{max}, c, left) F_v((1-k)l_{max}, c, right)$;

if $c \leq c_{min}$ **produce** $F_h(l, c, h)$;

$F_h(l, c, h)$: **solve** $\frac{dl}{dt} = r_x(l_{max} - l), \frac{dc}{dt} = r_c(c_{max} - c)$.

Начальная конфигурация состоит из трех одинаково ориентированных клеток. Далее определено правило для изменения внутренних клеток. Вегетативные клетки F_v и гетероцисты F_h характеризуются длиной l , концентрацией азотсодержащих веществ c и ориентацией $h = \{left, right\}$. Первое правило для вегетативных клеток F_v показывает, что пока длина клетки l меньше максимального значения l_{max} и концентрация вещества c выше порогового значения c_{min} , длина клетки l увеличивается экспоненциально согласно уравнению $\frac{dl}{dt} = rl$, где r – удельная скорость роста, а концентрация веществ изменяется по закону $\frac{dc}{dt} = \frac{k(c_l - 2c + c_r) - ci}{l} - vc$, где v – скорость реакции первого порядка. Пер-

вое слагаемое в этом уравнении описывает диффузию веществ через клеточные стенки, а второе – экспоненциальный спад концентрации веществ в клетках. Следующие два правила описывают деление вегетативных клеток. Если клетка достигает максимальной длины l_{max} , а концентрация c еще выше уровня c_{min} , клетка делится согласно ориентации на две вегетативные клетки размера kl_{max} и $(1-k)l_{max}$, концентрация вещества c наследуется от их родительской клетки. Если концентрация падает до границы c_{min} , клетка дифференцируется в гетероцисту. Все правила отвечают непрерывному критерию: сохраняются общая длина и концентрация азотсодержащих веществ.

Последняя строка модели характеризует поведение гетероцист. Их длина и концент-

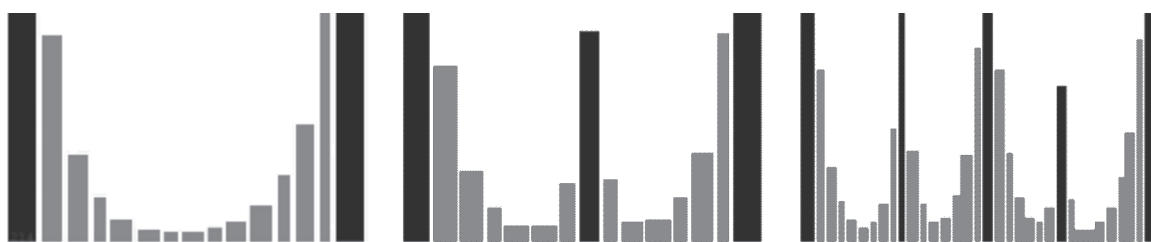


Рис. 3. Результаты моделирования *Anabaena catenula* на трех различных шагах.

Ширина столбца – относительная длина клетки, высота – концентрация вещества c . Темные столбцы – гетероцисты, светлые – вегетативные клетки.

рация веществ экспоненциально стремятся к предельным значениям l_{max} и c_{max} . Гетероцисты не подвергаются никаким дальнейшим изменениям. Результаты работы модели приведены на рис. 3.

Представленная модель водоросли *Anabaena catenula* показывает, что простой механизм, основанный на изменении концентрации некоторого вещества (вследствие реакции и диффузии) и простых правил поведения клеток в зависимости от этой концентрации, способен объяснить возникновение пространственно неоднородных клеточный ансамблей, сохраняющих определенный структурный паттерн. Модель хорошо воспроизводит наблюдаемые закономерности в распределении гетероцист в процессе развития водоросли *Anabaena catenula*, а именно: гетероцисты появляются периодически (через 8–10 вегетативных клеток), что подтверждается экспериментальными наблюдениями.

Модель регуляции расположения зон в апикальной меристеме растущего побега растения *Arabidopsis thaliana*

На конце каждой растущей ветви растения расположена апикальная меристема побега (АМП). В АМП выделяют несколько групп клеток (зоны). Так, клетки, расположенные вокруг вертикальной оси меристемы (рис. 4) в радиусе 2–4 клетки в самых верхних 3–4 слоях, синтезируют некоторый белок, называемый CLV3, и принадлежат центральной зоне (ЦЗ). Клетки ЦЗ постоянно делятся с небольшой скоростью и таким образом дают начало всем клеткам побега. Ниже клеток ЦЗ располагаются клетки, экспрессирующие ген *WUS*. Эти клетки относят к организационному центру (ОЦ),

толщина которого в вертикальном направлении может составлять 1–3 клетки. Эти группы формируют в АМП определенную стабильную пространственную структуру и оказывают друг на друга регулирующие воздействия. Некоторые дополнительные детали можно найти в работах Николаева с соавт. (2006, 2007, 2010) и в цитируемых в них статьях.

В результате роста и деления происходит смена клеток, составляющих зоны, так что клетки ЦЗ, перемещаясь вниз, становятся клетками ОЦ. В свою очередь клетки ОЦ должны переместиться вниз и стать клетками риб-зоны. В данной работе нас интересовал вопрос о стабильном положении ОЦ на продольной оси АМП относительно верхней точки меристемы и регуляции размера ЦЗ. Для построения одномерной модели мы рассматриваем столбец клеток вокруг центральной оси меристемы (ось $0x$ на рис. 4). Соответственно, в начале массива расположены клетки ЦЗ, затем клетки ОЦ и далее клетки, специализирующиеся в клетки сосудистой системы.

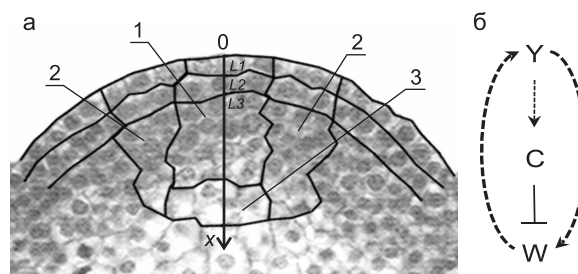


Рис. 4. Продольный срез апикальной меристемы побега *A. thaliana*.

а: 1 – центральная зона, 2 – периферическая зона, 3 – организационный центр; б – взаимная регуляция синтеза веществ Y , C и W . Пунктирные стрелки – активация, сплошная линия – ингибирование.

Для того чтобы изучать эффект деления клеток на структуру АМП, модель была реализована в виде dL-системы. Как отмечено выше, расположение ЦЗ и ОЦ в АМП определяется пространственным распределением концентраций некоторых веществ: Y , C и W . В зависимости от скоростей синтеза этих веществ мы выделяем три типа клеток: S_w – клетки, в которых синтез вещества W больше определенного порога, эти клетки в модели представляют ОЦ; S_c – клетки ЦЗ, расположены перед клетками S_w ; S_d – клетки, расположенные за клетками S_w . Эти клетки утратили способность делиться и стали специализироваться в клетки сосудистой системы. Клетки типов S_c и S_w при достижении определенного возраста могут делиться и на этом основании объединяются в клетки возобновительной зоны (тип S_r). В итоге при расчете динамики структуры в модели различались два типа клеток: S_r и S_d .

В данной модели состояние каждой клетки описывается 4 параметрами: ϕ – возраст клетки (определяется фазой клеточного цикла), y , c , w – концентрации соответствующих веществ. Таким образом, в нашей модели алфавит L-системы имеет следующий вид:

$$V = \{S_r(\phi, y, c, w), S_d(\phi, y, c, w)\}.$$

Динамика переменных состояния каждой клетки описывается следующим образом. Возраст клетки ϕ увеличивается согласно уравнению:

$$\frac{d\phi_i}{dt} = \theta\phi_i, i = 1, 2, \dots, n, \quad (1)$$

где θ – относительная скорость изменения возраста клетки, в данном случае это постоянная, одинаковая для всех клеток величина, n – число клеток.

Параметры y , c , w изменяются благодаря синтезу, диффузии и распаду веществ Y , C и W в клетках. Реакции синтеза веществ происходят со скоростью, зависящей от присутствия других веществ в клетке: скорость синтеза Y зависит от концентрации вещества W в первой клетке; в зависимости от концентрации Y в других клетках может синтезироваться вещество C . В тех же клетках в зависимости от концентрации веществ Y и C может синтезироваться вещество W (регуляторные зависимости представлены на рис. 4 справа). Кроме того, все вещества распадаются с определенными скоростями, и между клетками может происходить диффузия веществ Y и W . В результате динамика концентраций веществ выражается следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dy_1}{dt} &= -a_y y_1 + D_y (y_2 - y_1) + \frac{1}{\tau_y} g(x_1), x_1 = h_y + E_{yw} w_1, \\ \frac{dy_i}{dt} &= -a_y y_i + D_y (y_{i-1} - 2y_i + y_{i+1}), i = 2, 3, \dots, n-1, \\ \frac{dy_n}{dt} &= -a_y y_n + D_y (y_{n-1} - y_n), \\ \frac{dc_i}{dt} &= -a_c c_i + \frac{1}{\tau_c} g(U_i), U_i = h_c + E_{cy} y_i, i = 1, 2, \dots, n, \\ \frac{dw_1}{dt} &= -a_w w_1 + D_w (w_2 - w_1) + \frac{1}{\tau_w} g(V_1), V_1 = h_w + E_{wy} y_1 + E_{wc} c_1, \\ \frac{dw_i}{dt} &= -a_w w_i + D_w (w_{i-1} - 2w_i + w_{i+1}), V_i = h_w + E_{wy} y_i + E_{wc} c_i, i = 2, \dots, n-1, \\ \frac{dw_n}{dt} &= -a_w w_n + D_w (w_{n-1} - w_n) + \frac{1}{\tau_w} g(V_n), V_n = h_w + E_{wy} y_n + E_{wc} c_n, \end{aligned} \quad (2)$$

где y_i , c_i , w_i – концентрации веществ в i -й клетке; a – коэффициенты распада, D – коэффициенты диффузии, E_{ij} – коэффициенты чувствительности регуляции, которые больше нуля, если вещество j стимулирует синтез вещества i , и меньше нуля, если угнетает; τ_k – коэффициенты, обратные максимальной скорости экспрессии.

Параметры h_k , как и E_{ij} , определяют пороговые значения сигмоидной функции $g(x)$.

Аксиома dL-системы задается списком клеток-модулей, снабженных параметрами, значения которых формируются следующим образом. В начальный момент времени возраст клеток ϕ задается как нормально распределенная слу-

чайная величина со средним значением $\varphi_0 = 1$ и среднеквадратичным отклонением $\sigma = 0,1$, с дополнительным условием $\varphi > 0$. Переменные y, c, w в клеточном массиве в начальный момент получают значения стационарного решения системы (1)–(2).

Динамика структуры клеточного массива определяется делением клеток типа S_r в возобновительной зоне. В данной работе мы предполагали, что клетки делятся с некоторой вероятностью в зависимости от их возраста (фазы клеточного цикла, в которой в данный момент

времени находится клетка). Как только возраст клетки достигает порогового значения $\varphi = 2\varphi_0$ (в модели $\varphi_0 = 1$), клетка делится на две дочерние, возраст которых $\alpha\varphi$ и $(1 - \alpha)\varphi$, где α – нормально распределенная случайная величина со средним значением 0,5 и среднеквадратичным отклонением 0,1, с дополнительным условием $0 < \alpha < 1$. В образовавшихся дочерних клетках значения концентраций веществ Y, C и W наследуются (переписываются) от родительской клетки.

Правила переписывания dL-системы имеют следующий вид:

$$\begin{aligned} S_r(\varphi, y, c, w) &\xrightarrow{\varphi < 2\varphi_0, c \geq c_0, w \geq w_0} S_r(\varphi, y, c, w), \\ S_r(\varphi, y, c, w) &\xrightarrow{\varphi < 2\varphi_0, c < c_0, w < w_0} S_d(\varphi, y, c, w), \\ S_r(\varphi, y, c, w) &\xrightarrow{\varphi \geq 2\varphi_0, c \geq c_0, w \geq w_0} S_r(\alpha\varphi, y, c, w) S_r((1 - \alpha)\varphi, y, c, w), \\ S_r(\varphi, y, c, w) &\xrightarrow{\varphi \geq 2\varphi_0, c < c_0, w < w_0} S_d(\alpha\varphi, y, c, w) S_d((1 - \alpha)\varphi, y, c, w), \\ S_d(\varphi, y, c, w) &\rightarrow S_d(\varphi, y, c, w). \end{aligned}$$

В результате деления клеток возобновительной зоны изменяются структура и размерность динамической системы (1)–(2). В момент времени, когда происходит деление клетки, система перестраивается согласованно с изменением клеточной структуры.

Состояние системы на каждом временном шаге записывается в отдельный список, что позволяет визуализировать результаты (рис. 5).

Для нормального функционирования АМП должна иметь определенную структуру, т. е. «правильное» распределение синтеза (и концентраций) веществ. В результате возмущений, вызываемых делениями клеток, структура АМП может разрушаться. Это значит, что после возмущения она уже не вернется к «правильному» стационарному решению. В данной работе мы считаем, что АМП является живучей, если

вероятность разрушения правильной структуры мала на протяжении времени, равного 20 средним клеточным циклам в АМП (например, у *A. thaliana* по времени это в среднем соответствует жизненному циклу растения).

Поскольку в модели диффузия является механизмом распространения сигналов, можно ожидать, что соотношение характерных времен роста и деления клеток, с одной стороны, и диффузии W и Y , с другой стороны, должно играть ключевую роль в устойчивости структуры АМП. В качестве характерного времени диффузионных процессов мы выбрали время достижения определенной концентрации W в первой клетке в результате его диффузии из клеток ОЦ, где происходит его синтез.

В вычислительных экспериментах с моделью было установлено, что уменьшение относитель-

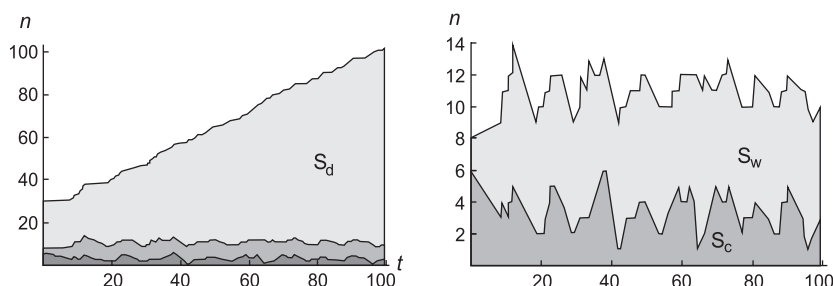


Рис. 5. Результат работы модели. Динамика числа клеток каждого типа в клеточном массиве.

t – время в условных единицах, n – число клеток.

ной длины клеточного цикла приводит к монотонному возрастанию вероятности разрушения структуры возобновительной зоны (рис. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Рассмотренные примеры показывают, что параметризованные L-системы являются удобным формализмом для моделирования роста и развития простых организмов с линейной и ветвящейся структурой. Естественным шагом в продолжение рассмотренной в работе тематики является переход к моделям с более сложной пространственной структурой, например к моделям динамики клеточных пластов. Примеры применения для этого L-систем показывают, что сам формализм накладывает ограничения на множество порождаемых паттернов роста клеточного пласта (Tuza, Lindenmayer, 1992). В качестве альтернативы, у которой этот недостаток отсутствует, интерес представляет модель Хонды (Honda *et al.*, 2004) и ее модификации (Merks *et al.*, 2011). В этой модели клетки представляются многоугольниками в двумерном случае и многогранниками – в трехмерном, вершины которых перемещаются под воздействием различных сил. Алгоритм деления клеток реализует эмпирическое правило, согласно которому граница между дочерними клетками ориентируется перпендикулярно главной оси эллипсоида момента инерции материнской клетки и делит ее примерно поровну.

Авторы выражают благодарность Н.Л. Подколдному за плодотворное обсуждение работы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов: РФФИ №11-04-01748-а, интеграционный проект СО РАН №47.

ЛИТЕРАТУРА

Николаев С.В., Колчанов Н.А., Фадеев С.И. и др. Исследование одномерной модели регуляции размеров возобновительной зоны в биологической ткани // Вычисл. технол. 2006. Т. 11. Вып. 2. С. 67–81.

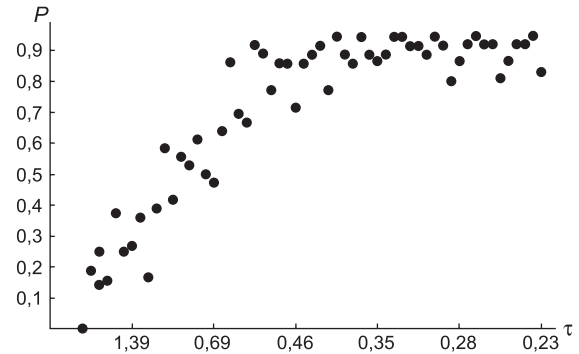


Рис. 6. Вероятность (P) разрушения структуры АМП на протяжении времени, равного 20 клеточным циклам, в зависимости от отношения длины клеточного цикла к безразмерному характерному времени диффузии (τ).

Николаев С.В., Пененко А.В., Лавреха В.В. и др. Модельное изучение роли белков CLV1, CLV2, CLV3 и WUS в регуляции структуры апикальной меристемы побега // Онтогенез. 2007. Т. 38. Вып. 6. С. 457–462.

Николаев С.В., Зубаирова У.С., Фадеев С.И. и др. Исследование одномерной модели регуляции размеров возобновительной зоны в биологической ткани с учетом деления клеток // СибЖИМ. 2010. Т. 13. Вып. 4(44). С. 70–82.

Honda H., Tanemura M., Nagai T. A three-dimensional vertex dynamics of model of space-filling polyhedra simulating cell behavior in a cell aggregate // J. Theor. Biol. 2004. V. 226. P. 439–453.

Lindenmayer A. Mathematical models for cellular interaction in development, Parts I and II // J. Theor. Biol. 1968. V. 18. P. 280–315.

Merks R., Guravage M., Inze D., Beemster G. VirtualLeaf: an open-source framework for cell-based modeling of plant tissue growth and development // Plant Physiol. 2011. V. 155(2). P. 656–666.

Prusinkiewicz P., Lindenmayer A. The Algorithmic Beauty of Plants. Springer-Verlag, N.Y., 1990.

Prusinkiewicz P., Hammel M., Mjolsness E. Animation of plant development // Computer Graphics Proceedings, Annual Conference Series. Proc. of SIGGRAPH 93, Anaheim, California (1–6 August, 1993). 1993. P. 351–360.

Tuza Z., Lindenmayer A. Locally Generated Colourings of Hexagonal Cell Division Patterns: Application to Retinal Cell Differentiation // Lindenmayer Systems: Impacts on Theoretical Computer Science, Computer Graphics, and Developmental Biology / Eds G. Rozenberg, A. Salomaa. Berlin: Springer-Verlag, 1992. P. 333–350.

MODELING OF PLANT TISSUE GROWTH AND DEVELOPMENT WITH L-SYSTEMS

U.S. Zubairova¹, A.V. Penenko², S.V. Nikolaev¹

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: ulyanochka@bionet.nsc.ru;

² Institute of Computational Mathematics and Mathematical Geophysics, Novosibirsk, Russia

Summary

An introduction to modeling of dynamical systems possessing dynamical structures with L-systems is given. Application of L systems is illustrated by models of plant tissue growth and control of state variable distribution in the growing tissue.

Key words: developmental biology, dynamical systems with dynamical structure, mathematical model, L-systems.