

УДК 573.22:57.011

L-СИСТЕМА ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПЛОСКИХ ОДНОМЕРНО РАСТУЩИХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

© 2014 г. У.С. Зубаирова¹, С.К. Голушко², А.В. Пененко³, 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 Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Конструкторско-технологический институт вычислительной техники Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия;

³ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт вычислительной математики и математической геофизики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию 7 октября 2014 г. Принята к публикации 22 октября 2014 г.

Разработана система, которая позволяет моделировать симпластный рост ткани линейного листа и в вычислительных экспериментах генерировать паттерны клеточной структуры ткани. Для этого мы модифицировали формализм дифференциальных L-систем и в этом формализме описали динамическую модель симпластного роста с учетом биомеханики. В качестве примера приведены результаты вычислительного эксперимента для клеток, которые росли симпластно в прямоугольном листе, и клеток, которые росли свободно. Распределения размеров клеток при свободном и симпластном росте значительно различаются.

Ключевые слова: линейный лист, симпластный рост, динамические системы с динамической структурой, математическая модель, L-системы.

ВВЕДЕНИЕ

Эпидермальные слои клеток растений, как и эпителии животных, являются удобной модельной системой для изучения процессов формирования клеточных паттернов (Ryu *et al.*, 2013). Клетки в таких слоях делятся перпендикулярно поверхности слоя, поэтому мы можем легко наблюдать пространственное расположение клеток в ткани друг относительно друга, их размеры, а также процессы формирования таких структур в развитии. Для растительной ткани характерен симпластный рост (Priestley, 1930), при котором клетки не сдвигаются друг относительно друга, поэтому деление клеток – единственное, что влияет на топологию ткани.

Для изучения процессов роста растительной ткани используют модели, в которых морфодинамика обычно представлена движением вершин многоугольников в потенциале обобщенных сил, включающих механические напря-

жения границ клеток, их объемов и других параметров (Honda *et al.*, 2004; Hamant *et al.*, 2008; Merks *et al.*, 2011). В работах с использованием таких моделей, например, установлено, что механические напряжения в ткани влияют на потоки ауксинов (Hamant *et al.*, 2008; Nakamura *et al.*, 2012). Также в ряде исследований показано: диффузионные потоки морфогенов могут так регулировать рост и пролиферацию клеток, что при определенном соотношении параметров поддерживаются пространственные паттерны концентраций морфогенов, необходимые для функционирования ткани (Николаев и др., 2010; Chickarmane *et al.*, 2012; Yadav *et al.*, 2013).

Однако при изучении вопросов формирования пространственных паттернов, на наш взгляд, важно использовать модель механики роста с ясной биофизической интерпретацией. Желательно также, чтобы геометрия роста ткани и возникающих механических напря-

жений в ней была простой. Это позволило бы изучать принципиальные стороны процесса, не замаскированные эффектами, возникающими от сложной геометрии. В данной работе мы поставили вопрос о том, как будут изменяться размеры клеток в составе плоской одномерно растущей растительной ткани, если у каждой ее клетки есть механизм регуляции роста с механикой изменения объема за счет поступления воды (Ortega, 2010) и с упругопластическим поведением материала клеточной стенки. Для изучения этого вопроса мы создали систему для моделирования плоской одномерно растущей растительной ткани. Такая простая геометрия характерна, например, для эпидермиса линейного листа (Williams, 1974) и эпидермиса корня (Dolan, 1996). Для того чтобы моделировать процессы роста ткани, состоящей из разных типов делящихся и неделящихся клеток, в результате чего изменяется клеточная структура ткани, целесообразно использовать формализм, предназначенный для описания динамических систем с динамической структурой. Одним из таких формализмов является формализм L-систем (Lindenmayer, 1968) и его варианты (Prusinkiewicz, Lindenmayer, 1990). В данной работе мы модифицировали формализм дифференциальных L-систем (Prusinkiewicz *et al.*, 1993), а именно, учитывая специфику роста рассматриваемых тканей, разработали вариант склеенных одномерных дифференциальных L-систем. В этом формализме мы описали динамическую модель симпластного роста с учетом механики клеток и реализовали модель в пакете Mathematica 9.

1. Модель симпластного роста клеток в составе плоской одномерно растущей растительной ткани

1.1. Клеточная структура ткани

В качестве объекта для моделирования мы выбрали эпидермис с простой геометрией роста, а именно эпидермис линейного листа. Длина пластинки линейного листа во много раз превосходит ее ширину, относительно одинаковую на всем протяжении, такие листья характерны для злаков. Клеточная структура эпидермиса листа злаков представляет собой

почти параллельные продольные ряды клеток в направлении от основания до кончика листа, которые формируются в процессе роста листа из меристематического слоя клеток, расположенного в основании листа (Williams, 1974). В результате поверхность линейного листа в модели можно представить как кирпичную кладку (рис. 1) из прямоугольных клеток, уложенных в продольные ряды, в которых все клетки имеют одинаковую ширину и разную длину вследствие разных скоростей роста клеток, при этом «модельный лист» тоже имеет форму прямоугольника. Ввиду такой простой топологии, несмотря на то что нас интересует поверхность листа, мы можем моделировать ткань не как двумерную, а как несколько одномерных цепочек, которые склеены между собой (симпластный рост).

Поскольку эпидермис линейного листа является плоской структурой, мы рассматривали его двумерную модель, пренебрегая изменением толщины клеток в процессе роста. Клетки в эпидермисе листа образуют параллельные продольные ряды, из чего можно заключить, что в ширину клетки растут согласованно и при росте не возникает дополнительных сил между соседними клетками в одном таком ряду. Поэтому в нашей модели мы пренебрегли изменением ширины клеток в процессе их роста. Таким образом, мы предполагаем, что все клетки имеют форму параллелепипеда с одинаковыми толщиной и шириной r , мкм, и площадью основания S_0 , мкм², и растут только в длину l .

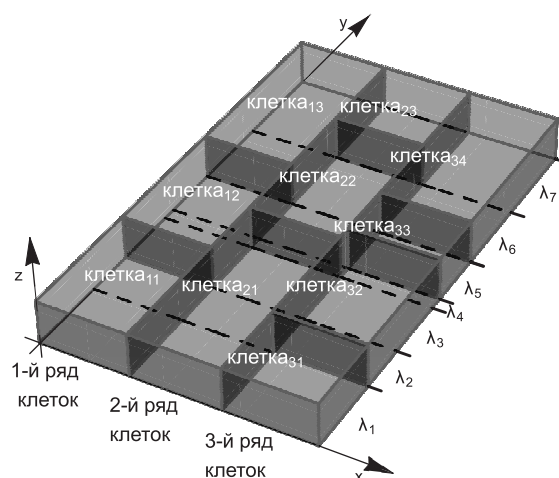


Рис. 1. Разбиение модели листовой пластинки на фрагменты (обозначены штрихами).

Итак, рассмотрим прямоугольный пласт из прямоугольных клеток, которые растут только в направлении Oy . Занумеруем продольные ряды клеток в направлении Ox индексом n ($n = 1, \dots, N$), а в каждом продольном ряду в направлении Oy – индексом m ($m = 1, \dots, M_n$). Для моделирования симпластного роста клеток в ткани каждую клетку разобьем на фрагменты следующим образом: границу каждой клетки, параллельную Ox , продолжим через весь клеточный пласт, в результате в направлении Oy лист будет разбит на фрагменты, которые занумеруем индексом k ($k = 1, \dots, K$), а длину фрагмента обозначим через λ_k . На рисунке 1 показан прямоугольный лист, состоящий из трех клеточных продольных рядов. Заметим, что клетки включают в себя разные фрагменты, так, например, первая клетка в первом продольном ряду состоит из фрагментов λ_1, λ_2 , первая клетка во втором продольном ряду состоит из фрагментов $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$, первая клетка в третьем продольном ряду состоит только из фрагмента λ_1 .

1.2. Модель механики симпластного роста клеток в составе ткани

Существенной чертой нашей модели является неоднородный рост клеточной стенки в пределах одной клетки, возникающий в результате склеивания клеток, которые расположены в параллельных рядах и растут с разными скоростями. Реальная скорость роста в составе ткани длины m -й клетки в n -м продольном ряду есть сумма скоростей роста принадлежащих ей фрагментов:

$$\frac{dl_{nm}}{dt} = \sum_{\lambda_k \in l_{nm}} \frac{d\lambda_k}{dt}.$$

С механической точки зрения, фрагмент λ_k представляет собой склеенные фрагменты клеток, на каждый из которых действует своя сила, определяемая тургорным давлением в соответствующей клетке. Следовательно, на весь фрагмент действует сумма этих сил. Если для упрощения модели предположим, что параметры, определяющие механическое поведение, одинаковы для всех клеток, то суммарные значения сечений для всего фрагмента будут равны соответствующим значениям для одной клетки, умноженным на количество клеток. Из этого

следует, что изменение длины общего для всех клеток фрагмента определяется формулой:

$$\frac{d\lambda_k}{dt} = \frac{\lambda_k}{N} \sum_{n=1}^N \left(\frac{dl_{nm}}{l_{nm} dt} \right)_f \quad (\forall n m: \lambda_k \in l_{nm}),$$

где λ_k – k -й фрагмент, l_{nm} – длина m -й клетки в n -м ряду, $\left(\frac{dl_{nm}}{l_{nm} dt} \right)_f$ – удельная скорость изменения длины клетки в данный момент времени, если бы у нее не было механических связей с соседними клетками. Эта скорость определяется из модели роста одиночных клеток.

Мы рассматриваем клетку в форме параллелепипеда, растущего только в длину. Для описания механики изменения объема каждой отдельной клетки мы использовали модель Ортеги (Ortega, 2010), в которой рост клетки имеет две составляющих: биосинтез сухой биомассы и увеличение объема за счет поступления воды в клетку. Движущей силой для потока воды является водный потенциал клетки относительно окружающей среды, который равен разности между внутриклеточным осмотическим и тургорным давлением.

В качестве единицы измерения сухой биомассы клетки в модели мы ввели изоосмотическую длину клетки (l_i), рост которой описан функцией от времени (аппроксимация по экспериментальной кривой роста дрожжевой клетки (Bryan *et al.*, 2010)):

$$l_i(t) = l_i(t_0)e^{v(t-t_0)^2},$$

где нормировочный коэффициент v и показатель степени подобраны из условия, что изоосмотическая длина клетки вырастает от 5 до 10 мкм примерно за 25 ч.

Скорость изменения релаксированной длины клетки в нашей модели определяется формулой:

$$\frac{dl_r}{dt} = \begin{cases} 0, & \text{если } \frac{S_w}{S_c} E \varepsilon \leq 3 \text{ бар} \\ \eta l_i \varepsilon^2, & \text{если } \frac{S_w}{S_c} E \varepsilon > 3 \text{ бар}, \end{cases}$$

где η – коэффициент с размерностью обратного времени, $\varepsilon = (l - l_r)/l_r$. Строя такую функцию, мы предполагали, что клетка может выделять на строительство своей стенки часть имеющихся ресурсов (l_i) в зависимости от деформации по-

следней (ϵ). Таким образом, переменными состояния модели являются реальная (l), релаксированная (l_r) и изоосмотическая (l_i) длины клетки. В этих переменных уравнение для изменения размеров клетки записывается следующим образом:

$$\frac{dl}{dt} = \frac{2L(S_c + r l)}{l} \left(\frac{\gamma(l_i - l)}{l} - \frac{S_w}{S_c} E \frac{l_r - l}{l_r} \right),$$

где S_w – площадь сечения клеточной стенки, S_c – площадь сечения клетки перпендикулярно ее длине, r – ширина клетки, L – коэффициент проводимости клеточных барьеров для воды, E – модуль Юнга материала клеточной стенки. В данной работе мы ограничиваемся гипотезой, что клетка в ткани растет автономно, т. е. единственное ограничение – это механические взаимодействия между клетками вследствие того, что они склеены между собой. В таком случае мы можем предположить, что рост изоосмотической и релаксированной длин клеток, когда они растут в составе ткани, регулируется клеткой так же, как при росте отдельной клетки.

2. Представление модели симпластного роста ткани в формализме склеенных L-систем и ее программная реализация

2.1. Формализм L-систем

Процесс роста и деления клеток в одном продольном ряду удобно моделировать с использованием формализма L-систем (Николаев и др., 2010). L-системы (Lindenmayer systems) – теоретические модели развития на основе формальных языков, предложенные А. Линденмайером (Lindenmayer, 1968) для описания роста одномерных клеточных ансамблей. В формализме L-систем организм представлен как упорядоченная структура из дискретных единиц, называемых модулями. Каждый модуль обозначен символом (буквой 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. Самым простым классом L-систем являются L-системы, которые представляют собой упорядоченную тройку, состоящую из алфавита, непустого слова, называемого аксиомой, и конечного множества правил переписывания (Prusinkiewicz, Lindenmayer, 1990). Этот формализм расширяют параметризованные L-системы, работающие на параметризованных словах, с каждой буквой которых связан вектор параметров. Одну из разновидностей параметризованных L-систем составляют дифференциальные L-системы (dL-системы) (Prusinkiewicz *et al.*, 1993). В таких L-системах вместо дискретных шагов вывода введено непрерывное течение времени, а изменение параметров подчинено системе дифференциальных уравнений. Подробнее формализм L-систем рассмотрен нами ранее (Зубаирова и др., 2012).

2.2. Склеенные одномерные дифференциальные L-системы

С учетом специфики геометрии (параллельные продольные ряды клеток) для моделирования ткани из растущих и делящихся клеток в данной работе мы модифицировали формализм dL-систем. Динамику клеточной структуры линейного листа, состоящего из N параллельных продольных рядов клеток, мы моделировали с помощью N одномерных dL-систем, каждая из которых моделирует динамику структуры отдельного продольного ряда.

Алфавит каждой dL-системы состоит из одной буквы, снабженной следующими переменными состояниями: l_r , l , l_i – изоосмотическая, релаксированная и реальная длины клетки, l_{0i} – начальная изоосмотическая длина клетки, t_0 – момент времени, когда клетка появилась. Для того чтобы обеспечить согласованную работу dL-систем, моделирующих динамику клеточной структуры отдельных продольных рядов клеток, мы ввели еще одну одномерную dL-систему, которая моделирует динамику структуры фрагментов клеток. Алфавит этой dL-системы также состоит из одной буквы, а параметрами являются длина фрагмента λ_k и вектор длины N , i -й компонентой которого является номер клетки, содержащей данный фрагмент λ_k , в i -м продольном клеточном ряду. Динамика переменных состояния l_r , l , l_i и λ_k оп-

ределяется общей системой дифференциальных уравнений, составляющих модель симпластно-го роста клеток в составе ткани:

$$l_{inm}(t) = l_{inm}(t_0)e^{v(t-t_0)^2},$$

$$\frac{dl_{inm}}{dt} = \begin{cases} 0, & \text{если } \frac{S_w}{S_c} E \varepsilon \leq 3 \text{ бар} \\ \eta l_{inm} \varepsilon^2, & \text{если } \frac{S_w}{S_c} E \varepsilon > 3 \text{ бар} \end{cases},$$

$$\frac{d\lambda_k}{dt} = \frac{\lambda_k}{N} \sum_{n=1}^N \frac{2L(S_c + r l_{nm})}{l_{nm}} \left(\frac{\gamma(l_{inm} - l_{nm})}{l_{nm}} - \frac{S_w}{S_c} E \frac{l_{inm} - l_{nm}}{l_{nm}} \right) (\forall n m: \lambda_k \in l_{nm}),$$

$$\frac{dl_{nm}}{dt} = \sum_{\lambda_k \in l_{nm}} \frac{d\lambda_k}{dt},$$

где k – номер фрагмента клетки, n – номер продольного ряда клеток, а m – номер клетки в нем, остальные коэффициенты и параметры см. в разделе 1.2. Значения параметров: $l_0 = 5$ мкм, $r = 2$ мкм, $S_c = 4$ мкм², $S_w = 0,8$ мкм² (Williams, 1974), $L = 0,2$ (мкм · ч · бар)⁻¹ (адаптирован из условия согласования модели и соответствует величине, приведенной П.С. Нобелем (Nobel, 2005)), $\gamma = 750$ бар (Там же), $E = 375$ бар (Gibson, 2012), $v = 1/900$ ч⁻¹ (подобран из условия, что изоосмотическая длина клетки вырастает от 5 до 10 мкм за 25 ч – аппроксимация по экспериментальной кривой роста дрожжевой клетки из статьи (Bryan *et al.*, 2010)), $\eta = 0,05$ ч⁻¹, $\sigma_a = 0,05$ (Jönsson *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2006).

Правило переписывания общее для всех $N + 1$ dL-систем и срабатывает в момент деления какой-либо клетки, когда ее изоосмотическая длина достигает критического значения. В момент деления клетки ее параметры переписываются следующим образом: (1) все длины делятся в отношении $\alpha:(1 - \alpha)$ (в данной работе обсуждаются результаты, полученные в случае, когда коэффициент v считается нормально распределенной случайной величиной со средним значением μ_a и среднеквадратическим отклонением σ_a , с дополнительным условием $0,1 < \alpha < 0,9$); (2) начальные изоосмотические длины дочерних клеток l_{0i} получают значения αl_i и $(1 - \alpha)l_i$; (3) параметры t_0 получают значения момента времени деления клетки; (4) в соответствии

с тем, как разделилась реальная длина клетки, находят фрагмент λ_k и коэффициент его деления; (5) вектор номеров клеток разделившегося фрагмента λ_k переписывается в соответствии с новыми номерами клеток. Такой механизм роста ткани, когда клетки растут с постоянной скоростью, а затем, когда их размер достигает определенного порога, асимметрично делятся, неоднократно применялся в моделях (Jönsson *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2006; Николаев и др., 2010). Аксиомы dL-системы составляет ряд инициальных клеток (ориентирован в направлении оси $0x$), которые начинают расти в направлении, перпендикулярном оси инициального слоя, и, пролиферируя, формируют параллельные продольные ряды клеток, так что каждый продольный ряд клеток растет из своей инициали. Если клетки в одном продольном ряду растут независимо от клеток в соседних продольных рядах, имеем случай свободно растущих клеток. Если клетки в соседних продольных рядах растут, оказывая механическое воздействие на соседей вследствие того, что их стенки склеены между собой, – случай симпластного роста. Начальные значения для изоосмотической, релаксированной и реальной длин клетки равны l_0 . Модель реализована в пакете Mathematica 9, на рис. 2 приведена блок-схема программы. Струк-



Рис. 2. Блок-схема программы, реализующей симпластный рост ткани.

тура данных представляет два списка. Первый описывает двумерную ткань, его элементами являются продольные ряды клеток, которые, в свою очередь, также представлены списками клеток. Второй содержит фрагменты клеток. Состояние системы на каждом временном шаге записывается в отдельный список, который отражает все изменения, происходившие со структурой листа во время вычислительного эксперимента, и позволяет визуализировать результаты.

2.3. Результаты вычислительных экспериментов

Разработанная программа позволяет моделировать симпластный рост ткани линейного листа и в вычислительных экспериментах генерировать паттерны клеточной структуры. На рис. 3 мы видим распределение клеток в модельном образце ткани, полученном в вычислительном эксперименте. Показан пример визуализации размеров клеток и их возраста, т. е. их состояния в фазе клеточного цикла.

На рис. 4 представлен результат вычисления наблюдаемой и изоосмотической длин клеток в ходе их свободного роста (черные точки) в составе ткани (серые). Из графика ясно, что простая модель управления ростом релаксированной длины клетки при симпластном росте приводит к отклонению реальной длины от изоосмотической, в то время как рассеяние точек для свободного роста формирует биссектрису угла. Это можно интерпретировать следующим образом. Ниже биссектрисы расположены клетки, сжатые по сравнению с их

реальной длиной при свободном росте, а выше ее – растянутые. Поэтому регуляторный механизм роста клеточной стенки хорошо работает при свободном росте клетки, однако при ее симпластном росте в составе ткани реальная длина клетки и ее динамика отличаются от таковых для свободной клетки. Это происходит из-за механического влияния склеенных с ней клеток из других продольных рядов, и входной сигнал для механизма регуляции получает «неправильное» значение, что приводит к неадекватной регуляции. Поэтому распределения наблюдаемых длин клеток при симпластном и свободным росте значительно различаются.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлена система, которая позволяет моделировать симпластный рост ткани линейного листа и в вычислительных экспериментах генерировать паттерны клеточной структуры ткани. В вычислительном алгоритме реализована математическая модель механики одномерного симпластного роста растительных тканей. Для описания динамики клеточной структуры ткани мы модифицировали формализм дифференциальных L-систем. Имплементация вычислительного алгоритма в пакете Mathematica 9 позволяет естественным образом применить стиль функционального программирования при моделировании динамики клеточной структуры ткани в процессе ее роста. В приведенных результатах моделирования роста линейного листа показано, что симпластный рост предъявляет совершенно другие требования к регуляции роста расти-

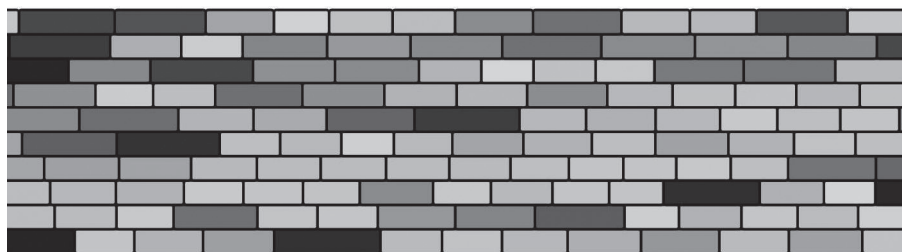


Рис. 3. Фрагмент клеточной структуры линейного листа, полученный в результате вычислительного эксперимента. Оттенкам серого соответствует стадия клеточного цикла клетки: светлые клетки – только поделившиеся, темные – готовые к делению.

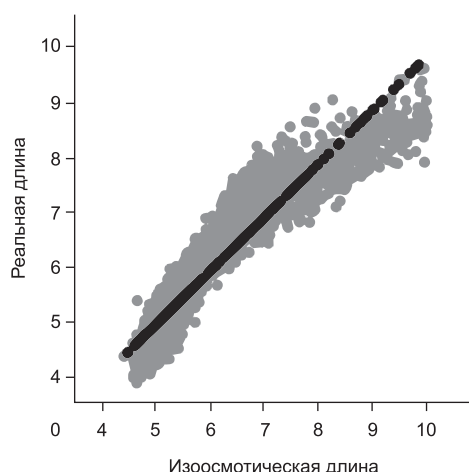


Рис. 4. Рассеяние точек, представляющих клетки, в координатных осях (изоосмотическая/реальная длина). Серые точки обозначают клетки, растущие симпластно, черные – растущие свободно.

тельной клетки по сравнению со свободным ростом. Помимо модуля расчета механики роста программа содержит модули для расчетов переноса морфогенов по ткани и управления дифференциальной активностью генов. Кроме того система моделирования предусматривает возможность изменять функции роста клеток и механизмы регуляции. Все это позволяет легко модифицировать модель роста ткани и планировать соответствующие вычислительные эксперименты для изучения особенностей регуляции и режимов функционирования клеток при их росте в составе ткани.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Д.А. Афонникову и Н.Л. Подколюдному за ценные советы при обсуждении рукописи. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РНФ № 14-14-00734 «Изучение молекулярных механизмов развития органов растений методами системной биологии».

ЛИТЕРАТУРА

Зубаирова У.С., Пененко А.В., Николаев С.В. Моделирование роста и развития растительных тканей в формализме L-систем // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 4/1. С. 816–824.

- Николаев С.В., Зубаирова У.С., Фадеев С.И., Мйолснесс Э., Колчанов Н.А. Исследование одномерной модели регуляции размеров возобновительной зоны в биологической ткани с учетом деления клеток // СибЖИМ. 2010. Т. 13. Вып. 4 (44). С. 70–82.
- Bryan A.K., Goranov A., Amon A., Manalisa S.R. Measurement of mass, density, and volume during the cell cycle of yeast // PNAS. 2010. V. 107. P. 999–1004.
- Chickarmane V.S., Gordon S.P., Tarr P.T. *et al.* Cytokinin signaling as a positional cue for patterning the apical-basal axis of the growing Arabidopsis shoot meristem // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2012. V. 109 (10). P. 4002–4007.
- Dolan L. Pattern in the Root Epidermis: An Interplay of Diffusible Signals and Cellular Geometry // Annals Botany 1996. V. 77. P. 547–553.
- Gibson L.J. The hierarchical structure and mechanics of plant materials // J. Royal Society Interface. 2012. published online.
- Hamant O., Heisler M., Jönsson H. *et al.* Developmental patterning by mechanical signals in Arabidopsis // Science. 2008. Dec. 12. V. 322 (5908). P. 1650–1655.
- Honda H., Tanemura M., Nagai T. A three-dimensional vertex dynamics cell model of space-filling polyhedra simulating cell behavior in a cell aggregate // Journal Theoretical Biology. 2004. V. 226 (4). P. 439–453.
- Jönsson H., Heisler M. G., Shapiro B. E. *et al.* An auxin-driven polarized transport model for phyllotaxis // PNAS. 2005. V. 103. P. 1633–1638.
- Lindenmayer A. Mathematical models for cellular interaction in development // J. Theor. Biology. 1968. V. 18. P. 280–315.
- Merks R., Guravage M., Inze D., Beemster G. Virtual Leaf: An Open-Source Framework for Cell-Based Modeling of Plant Tissue Growth and Development // Plant Physiol. 2011. V. 155 (2). P. 656–666.
- Nakamura M., Kiefer C.S., Grebe M. Planar polarity, tissue polarity and planar morphogenesis in plants // Curr. Opin. Plant Biol. 2012. V. 15 (6). P. 593–600.
- Nobel P.S. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2005.
- Ortega J.K. Plant Cell Growth in Tissue // Plant Physiology. 2010. V. 154. P. 1244–1253.
- Priestley J. Studies in the physiology of cambial activity // New Physiology. 1930. V. 29. P. 96–140.
- Prusinkiewicz P., Lindenmayer A. The algorithmic beauty of plants. New York: Springer, 1990.
- Prusinkiewicz P., Hammel M., Mjolsness E. Animation of plant development // Proc. SIGGRAPH 93. Anaheim, California. Ann. Conference Series. 1993. P. 351–360.
- Ryu K.H., Zheng X., Huang L., Schiefelbein J. Computational modeling of epidermal cell fate determination systems // Current Opinion Plant Biology. 2013. V. 16 (1). P. 5–10.
- Smith R., Guyomarc'h S. *et al.* A plausible model of phyllotaxis // Proc. Natl Acad. Sci. 2006. V. 103. P. 1301–1306.
- Williams R.F. The Shoot Apex and Leaf Growth: A Study in Quantitative Biology. London; New York: Cambridge University Press, 1974.
- Yadav R.K., Perales M., Gruel J. *et al.* Plant stem cell maintenance involves direct transcriptional repression of differentiation program // Mol. Syst. Biol. 2013. V. 9. P. 654.

AN L-SYSTEM FOR MODELING OF UNIDimensionALLY GROWING FLAT PLANT TISSUES

U.S. Zubairova¹, S.K. Golushko², A.V. Penenko³, S.V. Nikolaev¹

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

² Design and Technology Institute of Digital Techniques SB RAS, Novosibirsk, Russia;

³ Institute of Computational Mathematics and Mathematical Geophysics SB RAS,
Novosibirsk, Russia

Summary

In this work, a mathematical model and its implementation are proposed for computational simulation of one-dimensional symplastic growth of tissues. We modified the formal grammar of differential L-systems, and in this grammar, we described a dynamic model of symplastic growth with regard to its biomechanics. The results of the simulation of linear leaf blade growth are compared with those for a free-growing cell population. It is shown that in the model proposed symplastic growth causes a greater deviation of the actual cell length from its isosmotic length than in freely growing cells.

Key words: linear leaf, symplastic growth, dynamical systems with dynamic structure, mathematical model, L-systems.