

УДК 581.145.1:582.657.

ФОРМАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА СТРУКТУРЫ В ПРИЛОЖЕНИИ К ОРГАНОТАКСИСУ ЦВЕТКА И ЛИСТОВЫХ СЕРИЙ ПОБЕГОВ

В.В. Чуб

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

Разработаны новые формальные методы описания органотаксиса, позволяющие] проводить математическое моделирование взаимного расположения органов на вегетативных и генеративных побегах.

Одной из важных проблем современной биологии является проблема пространственной организации растительных организмов, возникающей как результат сложного соподчинения регуляторных событий, происходящих в меристеме. Традиционно при анализе структуры растительного организма привлекают сравнительно-морфологические методы, базирующиеся на максимально полном сравнении изучаемого объекта с родственными таксонами (близкими видами, родами, семействами). Важным этапом оказывается проведение гомологизации отдельных органов, при этом обычно используют их позиционные и анатомические (а в последнее время еще и генетические) характеристики. При огромной информативной ценности сравнительно-морфологических методов, они имеют существенные ограничения. Так, они не всегда применимы к некоторым современным сортам культивируемых растений; к фенотипу мутантов, полученных в молекулярно-генетических исследованиях; к структурам, возникающим в культуре *in vitro* и в физиологических экспериментах по изучению регуляции морфогенеза.

Поэтому актуальной задачей является разработка новых формализованных методов в структурной морфологии растений.

На начальном этапе исследования выявляли полиморфизм в пространственной организации листовых серий. При анализе полиморфизма в первую очередь были выявлены области, в которых происходит обогащение или обеднение листовой серии новыми органами.

Далее проводили формализацию, выделяя основные модусы преобразования изучаемой структуры (вегетативной оси, оси соцветия или цветка). Как правило, в сравнительно-морфологических исследованиях ограничиваются построением ряда переходов между изученными формами. Было построено континуальное пространство признаков с несколькими меняющимися параметрами, охватывающее весь выявленный полиморфизм. Например, для цветков *Rheum* были предложены градации по числу листочков околоцветника, тычинок и плодолистиков [6]. Все наблюдаемые структуры были расположены в виде облака точек в трехмерном пространстве. Однако более удобным оказалось двумерное пространство признаков, координатами в котором служили мерность и полнота цветка.

Одним из важных методов изучения процессов регуляции развития является электронная и световая микроскопия. При этом наибольшее внимание уделяют динамике закладки органов. Поскольку эти методы сильно повреждают растительный объект, для получения результатов необходимо набрать большое количество отдельных наблюдений, касающихся отдельных этапов развития. При этом предполагается, что растение развивается по некоторой «типичной» программе, стремясь воссоздать «типичный» цветок, ось побега или соцветие. В основе метода лежит получение максимально полного набора наблюдений, выстраивающихся в определенный (типичный!) ряд. Таким образом, краеугольным камнем этих исследований является типификация.

Реализация программ развития в каждом случае индивидуальна. Отклоняющиеся варианты в принципе невозможно исследовать методами электронной или световой микроскопии. Возможно либо построение ряда наблюдений, выстраивающихся в наиболее типичный ряд, либо регистрация конечных результатов индивидуального развития, которое приводит к уникальным явлениям (например, цветкам с «аномальным» строением). О механизмах, которые привели к реализации отклоняющейся от типа структуры, нельзя судить, используя методы электронной и световой микроскопии.

При изучении динамики закладки органов цветка в семействе *Cruciferae* [10] выяснилось, что у разных родов динамика закладки органов различается, тем не менее, это приводит к одному и тому же пространственному расположению органов. Это означает, что в процессе развития в начале происходит разметка положений органов [4], которую нельзя наблюдать методами микроскопии. Только после этого начинается закладка органов, которая происходит в разных родах крестоцветных по разному сценарию.

Поскольку разметка (инициация примордиев на меристеме побега в определенных позициях) недоступна для прямого наблюдения, в основу предлагаемого метода легли самые общие аксиоматические принципы разметки, справедливые по крайней мере для цветковых растений. Аксиоматический подход является продуктивным как в математике, так и во многих естественных науках, но к изучению проблем органогенеза растений он до сих пор не был применен в полной мере.

Нами [1; 3; 8; 9] были выдвинуты следующие постулаты:

- Листовая серия начинается с одного или двух первых филломов – профиллов (предлистьев) на вегетативных осях или со специализированных брактеол (прицветничков) на осях соцветия. Эти листья являются неизменной и обязательной (инвариантной) частью листовой серии и располагаются в трансверсальной позиции (двудольные) или в адаксиальной позиции (однодольные). У однодольных, впрочем, профилл может несколько отклоняться от адаксиального положения.

- В случае, когда в листовой серии не наблюдаются профиллы или положения листьев не согласуются с предсказанными на основании генетической спирали, листовая серия должна быть пополнена виртуальными фантомными филломами. Фантомные филломы нужны для согласования наблюдаемого листорасположения и теоретически предсказанного на основании выдвинутой гипотезы.

- В меристеме существует строго определенная зона туники, компетентная к восприятию индуцирующего сигнала для формирования примордиев (периферическая зона). Физиологически она может быть охарактеризована по изменению направления потока ауксинов из поверхностных слоев L1 и L2 к клеткам развивающегося центрального цилиндра, изменению расположения соответствующих белков-переносчиков, заметной вакуолизации, появлению групп клеток, в которых экспрессируются гены, характерные для листьев, и одновременно подавляется экспрессия генов, характерных для центральной зоны меристемы. Именно в периферической зоне точно определяются углы дивергенции между филломами, т. е. идет разметка. Чтобы отличить анатомическую зону меристемы живого растения и виртуальную зону меристемы в математической модели, для последней был введен термин зона разметки. Для упрощения зона разметки может быть представлена как пояс на поверхности полусферы радиуса R , ограниченный радиусами R_{\min} и R_{\max} . (В цветках, кроме того, постулировано наличие двух зон разметки: в акропетальном и в базипетальном [1; 5].

- Примордии органа размечается только в том случае, если в зоне разметки

содержится некоторый минимальный объем клеток, чувствительных к индуцирующему воздействию. Этот объем аппроксимирован окрестностью точки центра инициации примордия радиуса d_0 .

- При разметке примордии воздействуют друг на друга. Вокруг каждого из них образуется зона ингибирующего влияния, ограниченная окрестностью радиуса B вокруг центра инициации примордия.

- При разметке клеточный материал меристемы расходуется экономно: каждый новый примордий размечается в непосредственной близости к уже существующим примордиям на расстоянии, определенном зоной ингибирующего влияния. Кратко этот постулат можно назвать принципом экономии пространства.

Очередным этапом анализа было выдвижение конкурирующих гипотез о разметке изучаемых листовых серий. Конкурирующими могут быть предположения о моноподиальном или симподиальном возобновлении, об униполярной или биполярной разметке и т. д. Выдвинутые гипотезы должны достаточно полно охватывать пространство логических возможностей.

Для проверки все наблюдения интерпретировали в рамках каждой из выдвинутых конкурирующих гипотез. Фиксировали все дополнительные предположения, которые пришлось принять для «спасения» каждой из гипотез.

В случае применения фантомных примордиев было достаточно простых геометрических соображений. При анализе гипотез о разметке цветка пришлось прибегнуть к вычислительному эксперименту. Нами [1] была разработана математическая модель и соответствующее программное обеспечение, позволяющая проводить вычислительные эксперименты в рамках выдвинутых гипотез и вычислять пространственное расположение органов на вегетативных осях и в цветках.

На следующем этапе проводили сравнение конкурирующих гипотез. Предпочтение отдавали той гипотезе, которая с минимальными дополнительными допущениями описывает весь полиморфизм, выявленный на начальном этапе. Наиболее устойчивой считали ту гипотезу, которая максимально охватывает массив наблюдений и при этом предполагает однотипные допущения для всех изученных случаев.

На заключительном этапе формулировали предположения о наблюдениях, которые могли бы подтвердить или опровергнуть каждую из конкурирующих гипотез. Проводили дополнительные наблюдения на живых объектах на основании сделанных предсказаний.

С применением разработанных методов формального анализа была пересмотрена структура побеговой системы и типа возобновления у *Crocus* L. (Iridaceae) [9], *Galanthus* L. и *Narcissus* L. (Amaryllidaceae) [8; 3], предложена новая интерпретация строения соцветий у Commelinaceae [7] С точки зрения формального пространства логических возможностей упорядочен полиморфизм строения цветков в сем. Polygonaceae [6]. Разработанные методы позволили объяснить строение уклоняющихся форм цветков, наблюдаемых у некоторых мутантов [1] и для культивируемых сортов [2]. Построены математические модели филлотаксиса для вегетативных побегов и для цветков *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Cruciferae) [1], *Rheum* L. (Polygonaceae) [5], обладающие высокой предсказательной силой.

Прогноз, составленный по результатам формального исследования, был подтвержден наблюдениями за живыми растениями [5, 8].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев Д.В., Ежова Т.А., Козлов В.Н., Кудрявцев В.Б., Носов М.В., Пеннин А.А., Скрябин К.Г., Чуб В.В., Шульга О.А., Шестаков С.В. Закономерности разметки органов цветка *Arabidopsis thaliana*. Математическое моделирование // Доклады Академии Наук. 2005. Т. 401, №4. С.570 – 573.
2. Чуб В.В. Принципы пространственной организации типичного цветка однодольных // Тез. докл. конф. по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. Москва, 2007. С. 219 – 221.
3. Чуб В.В., Кожевникова А.Д. Сравнительный анализ моноподиальной и симподиальной моделей возобновления луковиц у *Galanthus* L. // Известия АН, сер.Биологическая. 1999. № 3. С.294 – 320.
4. Чуб В.В., Пеннин А.А. Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh: разметка положения органов // Онтогенез. 2004. Т. 35, № 4. С. 280 – 284.
5. Чуб В.В., Юрцева О.В. Математическое моделирование формирования цветка у представителей семейства *Polygonaceae* // Ботан. журн. 2007. Т.92, №1. С. 114 – 134.
6. Юрцева О.В., Чуб В.В. Структурные типы цветков *Polygonaceae* и пути их преобразования: данные к построению модели развития цветка // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, № 6. С. 40 –52.
7. Choob V.V. Coming back to *Tradescantia*: Do we really understand the inflorescence structure in Commelinaceae? Тез. докл. 15-го междунар. симпозиума «Biodeversity and Evolution Biology». Бохум, 2001. Р. 10.
8. Choob V.V. Plantom leaves: a new look to the old problem of branching in *Galanthus* (Amaryllidaceae) // Systematics and geography of plants. 1999. V. 68. P. 67 – 72.
9. Choob V.V., Kuznrtsova T.V. A critical revision of inflorescence structure in *Crocus* L. of subgenus *Nudiflori* Maw. (Iridaceae) // Flora. 1999. V. 104. P. 229 – 235.
10. Erbar C., Leins P. Different patterns of flora development in whorled flowers, exemplified by Apiaceae and Brassicaceae // Int. J. Plant Sci. 1997. V. 158. (6 Suppl)/ P/ 49 – 64.

**THE FORMAL MORPHOLOGICAL METHODS APPLIED TO ORGANOTAXIS
OF FLOWERS AND TO LEAF SERIES OF VEGETATIVE SHOOTS**

V.V. Choob

Lomonosov Moscow State University, Moscow

The novel methods of formal description of organotaxis were worked out. On the base of these methods a mathematical model of organ positioning in vegetative and generative shoots was proposed.