

systematics, ecology, geographical distribution of the genus Dunaliella Teod and perspectives of its practical use. Naukova Dumka, 1973, 244 p. (In Russ.)

7. Bland J.M., Altman D.G. Statistical methods for assessing agreement between two methods of clinical measurement. *The lancet*, 1986, vol. 327, no. 8476, pp. 307-310.

МОРФОГЕНЕЗ ТЕКСТУРЫ АРЕОЛ СТВОРОК ЦЕНТРИЧНЫХ ДИАТОМОВЫХ КАК L-СИСТЕМА. I. РАДИАЛЬНО-ПАРАЛЛЕЛЬНЫЕ И СПИРАЛЬНАЯ ТЕКСТУРЫ

Лях А.М.

ФГБУН «Институт морских биологических исследований РАН»

пр. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, РФ

e-mail: antonlyakh@gmail.com

Аннотация. Автор проанализировал модели, описывающие развитие тонкой текстуры створок диатомовых водорослей, и обнаружил, что все они приближенно имитируют топологию ареол. Так как в основе морфогенеза текстуры створок диатомовых лежат механизмы ветвления кремниевых ребер, то автор предложил для моделирования текстуры использовать L-систему. Она отлично описывает развитие дихотомических процессов. Автор описал L-системы для имитации одно и двусторонней радиально-параллельной текстур и двусторонней спиральной текстуры (спирального филлотаксиса) рядов ареол центричных диатомовых.

Ключевые слова: текстура ареол, центричные диатомовые, морфогенез, L-система, радиально-параллельная текстура, спиральный филлотаксис

MORPHOGENESIS OF AREOLAE PATTERN OF CENTRIC DIATOMS VALVE AS L-SYSTEM. I. RADIAL-PARALLEL AND SPIRAL PATTERNS

Lyakh A.M.

Institute of Marine Biological Research

Nakhimov av., 2, Sevastopol, 299011, Russia

e-mail: antonlyakh@gmail.com

Abstract. Author has analyzed models, that describe the development of a fine pattern on diatoms valves, and have found that those models approximately simulate areolae topology. Since the branching structures of siliceous ribs form the basis of morphogenesis of diatoms areolae patterns, to model them, author suggests to use L-system. It perfect describes the development of dichotomous processes. Author describes L-systems that simulate one- and double-sided radial-parallel patterns and double-sided spiral pattern (spiral phyllotaxis) of areolae rows on centric diatoms.

Keywords: areolae pattern, centric diatoms, morphogenesis, L-system, radial-parallel pattern, spiral phyllotaxis

Кремниевые панцири диатомовых водорослей покрыты регулярным узором структурных элементов, среди которых наиболее многочисленны и заметны ареолы [1]. Ареолы – это многоугольные, часто шестиугольные многослойные отверстия в стенке панциря. Их основная функция – обеспечение вещественно-энергетического обмена между организмом микроводоросли и окружающей средой [1-3].

Регулярный узор ареол вызывает интерес исследователей. Они пытаются понять, каким образом диатомовые воспроизводят прекрасные формы текстур. Познанию помогают математические модели, которые с разной долей успеха имитируют морфогенез текстур. В данной работе рассматриваются модели некоторых текстур центричных диатомовых с радиально симметричным панцирем.

Гордон и Драм [4] описали модель, в которой тонкие перистые кремниевые образования, наблюдаемые на ранних стадиях морфогенеза створок диатомовых, строятся за счет случайного диффузного оседания кремниевых частиц. Модель плохо имитирует реальные текстуры створок и является первым грубым приближением к описанию процесса. Паркинсон с соавторами [5] ввели в модель диффузного оседания частиц дополнительные характеристики, которые позволяют учитывать физические условия среды, где происходит формирование текстуры. Модель строит структуры подобные радиальной текстуре центричных диатомовых, но не описывает все их разнообразие. Модель разделения фаз [6, 7] предполагает, что аморфный кремнезем оседает на готовом молекулярном шаблоне, который протопласт формирует внутри везикулы отложения кремнезема. Авторы признают, что это численное моделирование процесса, который приблизительно воспроизводит расположение ребер и ареол. Бентли с коллегами [8] имитировали текстуру пеннатных диатомовых при помощи клеточных автоматов. Текстурой центричных диатомовых они не занимались. Лонгет-Хиггинс [9] с помощью конформного отображения регулярного гексагонального узора в круг, математически описал свойства полигональной текстуры ареол центричных диатомовых. Для других типов текстур эти формулы неприменимы. Лях [3] использовал модель радиального расположения ареол для подсчета эффективной поверхности обмена створки. Прочие типы текстур автор не имитировал. Виллис с соавторами [10] описали простую стохастическую модель, которая имитирует перфорацию кривума ареол диатомовых – текстуру микропор размером 10-100 нм, – но не воспроизводит расположение ареол.

В данной работе я рассматриваю модели, которые позволяют достоверно имитировать геометрически правильное расположение ареол на створке центричных диатомовых.

Диатомологи выделяют на створках центральных диатомовых несколько характерных типов расположения ареол: радиальный, тангенциальный, концентрический, эксцентрический, пучками, спиральный и свободный [1, 11]. Они слишком обширны для точного описания текстур отдельных видов. По этой причине я переописал характерные типы текстур диатомовых и выделил среди них следующие: *радиальный обычный*, *радиальный раздваивающийся*, *радиально-параллельный одно- и двусторонний*, *полигональный*, *спиральный одно- и двусторонний*, *равномерный* и *беспорядочный* (Лях, в печати).

Морфогенез разных типов текстур ареол происходит похожим образом [4, 12, 13]. Формирование текстуры начинается из центра створки и продолжается в радиальном направлении. Из центра вырастают кремниевые ребра, которые раздваиваются и образуют древовидную структуру. Через равномерные интервалы от каждой пары соседних ребер навстречу друг другу ответвляются поперечные фрагменты, которые соединяются и создают стенки ареол (см. рис. 1) [12, 13]. Весь процесс напоминает ветвление деревьев.

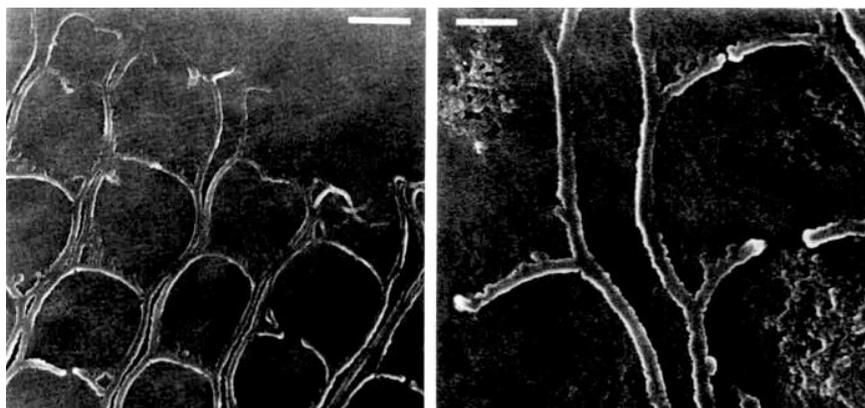


Рисунок 1 – Образование ареол на створке диатомовой *Coscinodiscus wailesii* (из [12] с исправлениями; масштаб слева 1 мкм, справа 0,5 мкм)

Процессы ветвления отлично описывают система Линденмайера или сокращенно L-система [14]. Это порождающая формальная грамматика, которая включает алфавит, строки символов и правила. *Алфавит* определяет множество различающихся символов. Каждый символ выполняет определенную функцию, заданную автором системы. Например, для визуализации деревьев и графов каждому символу сопоставляются команды языка «Лого» [15]. *Строка* описывает состояние системы на каждом шаге. *Правило* задает отображение символа алфавита в другой символ или строку. Оно позволяет системе развиваться. *Центральная концепция* L-систем – параллельная перезапись строки символов в соответствии с правилами. Так, применение правил $R \rightarrow BA$, $A \rightarrow R$ к строке RA построит строку BAR. Интерпретатор преобразует строку в последовательность команд и визуализирует объект. Тонкости интерпретации, разновидности и особенности применения L-систем для построения растений описаны в работе [14].

L-системы использованы для имитации некоторых текстур центральных диатомовых водорослей.

Радиально-параллельная текстура состоит из групп параллельных рядов ареол. Ряды в группе сонаправлены с самым длинным первичным рядом (см. рис. 2). На *двусторонней* текстуре параллельные ряды располагаются по обе стороны от первичного ряда (см. рис. 2А), на *односторонней* – по одну (см. рис. 2Г). Поэтому кремниевые ребра, лежащие в основе текстуры, формируют двустороннее (см. рис. 2Б) или одностороннее (см. рис. 2Д) дерево.

Чертежи (см. рис. 2Б, Д) показывают упрощенную модель расположения кремниевых ребер. Реальную текстуру удобнее описывать при помощи L-систем расположения параллельных рядов шестиугольных ареол (см. рис. 2В, Е). Алгоритмы моделей выглядят так:

L-система для двусторонней текстуры (см. рис. 2 В)

$$\begin{aligned} S &\rightarrow r'T_1(p'K_1) \\ T_i &\rightarrow ab(p')T_{i+1}, & i < n \\ T_n &\rightarrow arT_1(bR) \\ R &\rightarrow a(r')b(p')R \\ K_i &\rightarrow ba(r')K_{i+1}, & i < n \\ K_n &\rightarrow bpK_1(aL) \\ L &\rightarrow b(p')a(r')L \end{aligned}$$

L-система для односторонней текстуры (см. рис. 2Е)

$$\begin{aligned} O &\rightarrow r'M(p'K_1) \\ M &\rightarrow ab(p')M \\ K_i &\rightarrow ba(r')K_{i+1}, & i < n \\ K_n &\rightarrow bpK_1(aL) \\ L &\rightarrow b(p')a(r')L \end{aligned}$$

Точка начала построения в первом случае – S, во втором – O. Символы a , b , r , p выполняют построение: a и b – строят боковые (относительно рисунка) стороны шестиугольника; r и p – строят основания шестиугольника вверх или вниз от текущей точки (относительно рисунка); r' и p' – строят половину оснований шестиугольника вверх или вниз. Круглые скобки обозначают ветвление. Прочие символы вспомогательные. Индекс n – это число

ареол, на которое смещено начало соседних рядов: он зависит от центрального угла сектора с рядами ареол (см. рис 2Ж). T_i и K_i итерационные процессы, которые отсчитывают ареолы в ряду: когда индекс i равен n , система ветвится.

Алгоритмы имитируют один сектор. Для построения текстуры всей поверхности створок, секторы необходимо скопировать и повернуть.

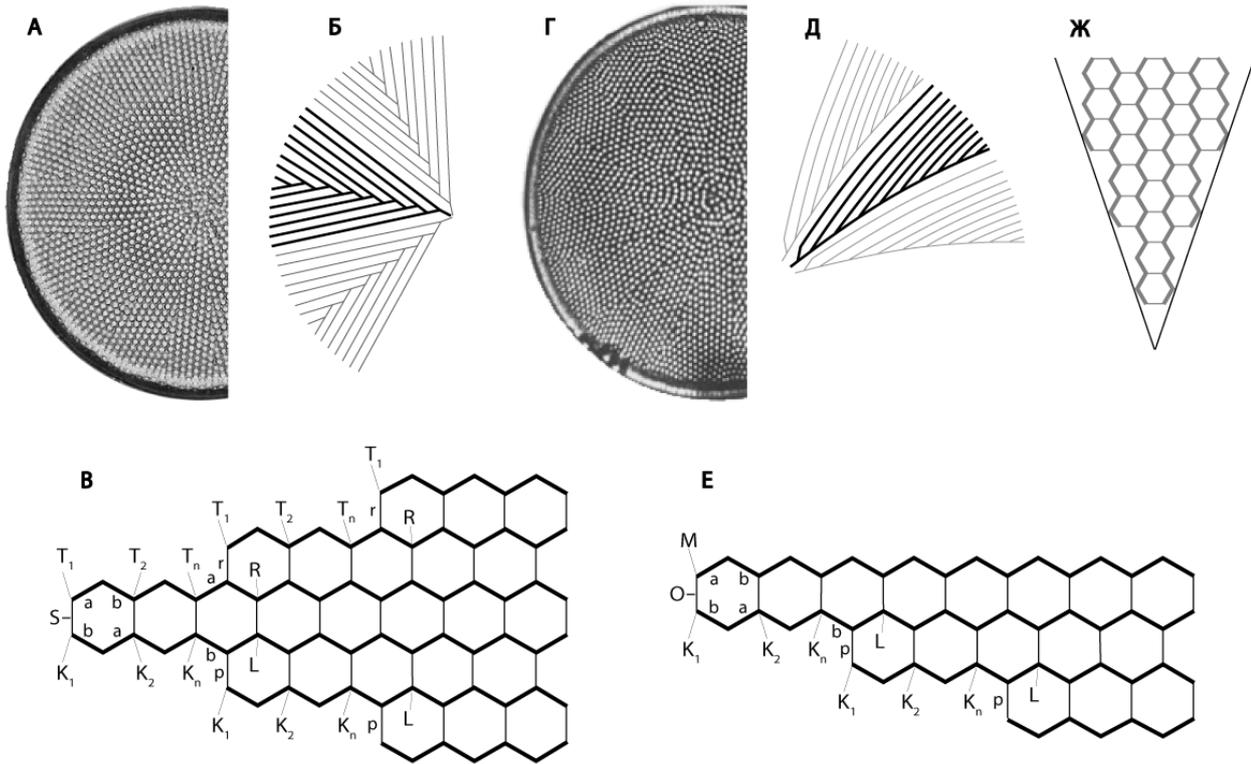


Рисунок 2 – L-системы для имитации радиально-параллельных текстур рядов ареол. А) Радиально-параллельная двусторонняя монокристаллическая текстура *Coscinodiscus densus* и Г) односторонняя текстура *Actinocyclus curvaturus* [16]. Б, Д) Кремниевые ребра текстур выглядят как деревья. В, Е) Условные обозначения моделей текстуры. Ж) Сдвиг между соседними рядами ареол зависит от центрального угла сектора

Спиральная двусторонняя текстура состоит из рядов ареол, закрученных в противоположные стороны. Здесь отсутствуют радиальные ряды ареол (см. рис. 3А). В основе расположения ареол явление *спирального филлотаксиса* – регулярного спирального расположения элементов вокруг центра, которое повсеместно встречается у высших растений [17]. У диатомовых он встречается редко – у небольшой группы видов в основном из рода *Roperia* (см. рис 3А). На большой площади спиральный филлотаксис образует два и более семейства спиралей, одни из которых закручены сильнее других (см. рис. 3Б). Такой же эффект виден на створках диатомовых (см. рис. 3А).

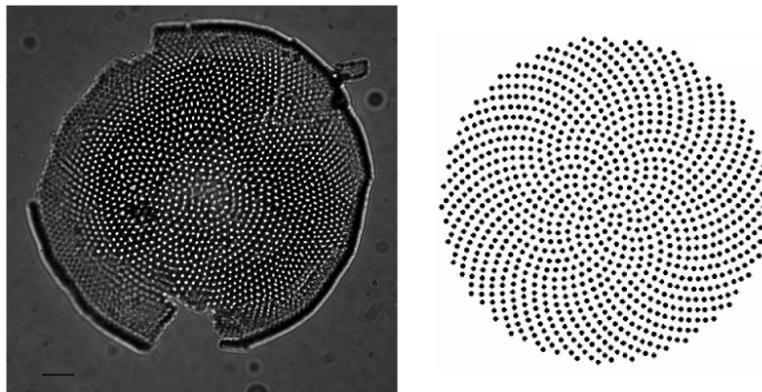


Рисунок 3 – Спиральный филлотаксис ареол диатомовой *Roperia marginata*

Спиральный филлотаксис описывает L-система из работы [14]. Она воспроизводит положение центров ареол, а не ребер между ними. Один из слоев ареол диатомовых содержит круглое отверстие – *фораменом*. Алгоритм воспроизводит положение фораменов. Если вокруг них описать многоугольники, получатся ареолы.

Таким образом описанные L-системы имитируют три типа расположения ареол на створках центрических диатомовых водорослей. Модели не принимают во внимание биофизические механизмы, связанные с биоминерализацией кремния, но достоверно воспроизводят динамику процесса: образование кремниевых ребер, формирование ареол и топологию текстуры.

Практическая ценность предложенных моделей состоит в том, что они позволяют строить виртуальную текстуру панциря, пригодную для последующих биофизических исследований: оптических, механических, вещественно-энергетических.

Список литературы / References:

1. Николаев В.А., Харвуд Д.М. *Морфология, таксономия и система классификации центрических диатомовых водорослей*. СПб.: Наука, 2002, 118 с. [Nikolaev V.A., Harwood D.M. *Morphology, taxonomy and system classification of centric diatoms*. St. Petersburg: Nauka, 2002, 118 p. (In Russ.)]
2. Bukhtiyarova L.N. Frustule functions and functional morphology of *Bacillariophyta*. *Algology*, 2009, vol. 19, no. 3, pp. 321-331.
3. Лях А.М. Модель распределения ареол и площадь поверхности пор, расположенных на створках центричных диатомовых водорослей из рода *Coscinodiscus* Ehr. и *Thalassiosira* Cl. *Современная фитоморфология*, 2013, т. 3, с. 213-218. [Lyakh A.M. The model of areolae distribution and surface area of pores located on the valves of centric diatoms *Coscinodiscus* Ehr. and *Thalassiosira* Cl. *Modern Phytomorphology*, 2013, vol. 3, pp. 213-218. (In Russ.)]
4. Gordon R., Drum R.W. The chemical basis of diatom morphogenesis. *Int. Rev. Cytology*, 1994, vol. 150, pp. 243-422.
5. Parkinson J., Brechet Y., Gordon R. Centric diatom morphogenesis: a model based on a DLA algorithm investigating the potential role of microtubules. *Biochim. Biophys. Acta*, 1999, vol. 1452, pp. 89-102.
6. Sumper M. A phase separation model for the nanopatterning of diatom biosilica. *Science*, 2002, vol. 295, pp. 2430-2433.
7. Lenoci L., Camp P.J. Diatom structures templated by phase-separated fluids, *Langmuir*, 2008, vol. 24, pp. 217-223.
8. Bentley K., Cox E.J., Bentley P.J. Nature's batik: a computer evolution model of diatom valve morphogenesis. *J. Nanosci. Nanotech.*, 2005, vol. 5, pp. 1-10.
9. Longuet-Higgins M.S. Geometrical constraints on the development of a diatom. *J. Theoretical Biology*, 2001, vol. 210, pp. 101-105.
10. Willis L., Cox E.J., Duke T. A simple probabilistic model of submicroscopic diatom morphogenesis. *J. Royal Soc. Interface*, 2013, vol. 10, pp. 1-9.
11. Ross R., Cox E.J., Karayeva N.I., Mann D.G., Paddock T.B.B., Simonsen R., Sims P.A. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia, Beihefte*, 1979, vol. 64, pp. 513-533.
12. Schmid A.-M.M., Volcani B.E. Wall morphogenesis in *Coscinodiscus wailesii* Gran and Angst. I. Valve morphology and development of its architecture. *J. Phycol.*, 1983, vol. 19, pp. 387-402.
13. Schmid A.-M.M. Aspects of morphogenesis and function of diatom cell walls with implications for taxonomy. *Protoplasts*, 1994, vol. 181, pp. 43-60.
14. Prusinkiewicz P., Lindenmayer A. *The algorithmic beauty of plants*. New York: Springer-Verlag, 1990, 228 p.
15. Николов Р., Сендова Е. *Начала информатики. Язык Лого*. М.: Гл. ред. физ.-мат. лит., 1989. [Nikolov P., Sendova E. *Nachala informatiki. Yazyk Logo*. Moscow, 1989. (In Russ.)]
16. *Диатомовые водоросли России и сопредельных стран. Ископаемые и современные*. Том II, вып. 5. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008, 171 с. [*The diatoms of Russia and adjacent countries. Fossil and recent*. Vol. II, issue 5. St.Petersburg: St. Petersburg University Press, 2008, 171 p. (In Russ.)]
17. Jean R.V. *Phylloaxis: a systematic study in plant morphogenesis*. Cambridge, New York, 1994, 386 p.