EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA TOIMETISED. 20. KÖIDE
BIOLOOGIA. 1971 NR. 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР. ТОМ 20
БИОЛОГИЯ. 1971, № 3

https://doi.org/10.3176/biol.1971.3.13

УДК 519.95; 577.3

ВИКТОР АЛАДЬЕВ, ТОЙВО ОРАВ

ЧИСЛОВАЯ МОДЕЛЬ РЕГУЛЯЦИИ ОСЕВОЙ СТРУКТУРЫ

VIKTOR ALADJEV, TOIVO ORAV. TELGSTRUKTUURI REGULATSIOONI ARVULINE MUDEL

VIKTOR ALADYEV, TOIVO ORAV. A NUMERICAL MODEL OF THE REGULATION OF THE AXIAL STRUCTURE

Известная проблема французского флага (ПФФ) является формализацией проблемы возникновения и регуляции осевой биологической структуры. В настоящем сообщении, которое является непосредственным продолжением работы [1], описывается числовая модель, решающая ПФФ, и приводится ее анализ.

П о с т а н о в к а з а д а ч и. Имеется осевой ряд из N сходных элементов E. Каждый E может находиться в одном из трех состояний S_1, S_2, S_3. Состояние любого E определяется лишь входами и его предшествующим состоянием. Необходимо определить входные и выходные сигналы, свойства E и природу связи между этими элементами, приводящие к подразделению системы вдоль оси на три участка, расположенных в определенном порядке и образующих конфигурацию французского флага (КФФ) (рис. 1).

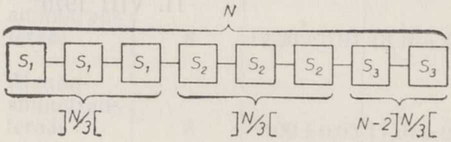

Рис. 1. Конфигурация французского флага. Здесь

$$]N/3[= \begin{cases} [N/3], & \text{если } N/3 - [N/3] \leq 0{,}5, \\ [N/3]+1, & \text{если } N/3 - [N/3] > 0{,}5, \end{cases}$$

где $[A]$ есть целая часть числа A, не превышающая A.

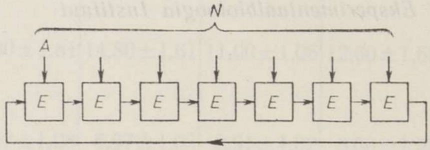

Рис. 2. Система элементов E. Каждый элемент имеет два входа и один выход; у всех E, кроме первого, один вход не задействован; все E работают в дискретной шкале времени и с одной и той же единичной задержкой.

О п и с а н и е м о д е л и. Пусть система состоит из N элементов E, связанных, как показано на рис. 2.

Работу отдельного элемента E в момент T можно задать следующими уравнениями перехода:

$$\begin{aligned} W_E(T+1) &= f\{S_E(T),\ V_E(T)\}, \\ S_E(T+1) &= \varphi\{S_E(T),\ V_E(T)\}, \end{aligned} \tag{1}$$

где $W_E(T)$, $S_E(T)$ и $V_E(T)$ есть соответственно выход, состояние и вход элемента E в момент T.

Уравнения перехода (1) для нашей модели представлены в виде таблицы переходов.

Таблица переходов

Время	Вход — выход	Состояние	Вход — выход	Состояние
T	$V_E^1=n^+\in N^+$	$S_E=S_K$	$V_E^1=r^-\in R^-$	$S_E=S_1$
$T+1$	$W_E=n^++1$	$S_E=S_K$	$W_E=r^--1$	$S_E=S_1$
T	$V_E^2=n_1^+\&n_2^+;\ n_2^+\in N^+-\{0\}$	$S_E=S_K$	$V_E^1=r^-$	$S_E=S_2$
$T+1$	$W_E=]n_2^+/3[-1+{}^1/_3$	$S_E=S_1$	$W_E=[r^-]$	$S_E=S_2$
T	$V_E^1=r^+\in R^+$	$S_E=S_K$	$V_E^1=n^-\in N^--\{-1\}$	$S_E=S_K$
$T+1$	$W_E=r^++1$	$S_E=S_1$	$W_E=n^-+1$	$S_E=S_2$
T	$V_E^1=l^+\in L^+$	$S_E=S_K$	$V_E^1=-1$	$S_E=S_K$
$T+1$	$W_E=l^-\in L^-$	$S_E=S_2$	$W_E=-1$	$S_E=S_3$
T	$V_E^1=l^-$	$S_E=S_K$	$V_E^2=0\&(-1)$	$S_E=S_K$
$T+1$	$W_E=l^-$	$S_E=S_K$	$W_E=1$	$S_E=S_K$
T	$V_E^2=n^+\&l^-$	$S_E=S_1$		
$T+1$	$W_E=l^--1$	$S_E=S_1$		

Через N^+, N^-, R^+, R^-, L^+ и L^- обозначены соответственно множества положительных и отрицательных целых чисел, смешанных и правильных дробей.

Система элементов E работает следующим образом. На вход A левого крайнего элемента E в каждый момент $T\geqslant 1$ подается вход $\{0\}$. В дальнейшем система работает согласно таблице переходов. Можно показать, что за время $T\leqslant 3\,N+2$ в системе из N элементов E устанавливается и поддерживается КФФ.

Наша модель способна к весьма совершенной регуляции, если при повреждениях ее, вызванных удалением некоторых частей, в ней все же восстанавливаются связи, изображенные на рис. 2, и на левый крайний элемент E начинает подаваться вход $\{0\}$.

Обсуждение. Из рассмотрения нашей модели вытекают следующие ее свойства. Каждый элемент E может увеличивать или уменьшать входное число на 1, изменять знак входного числа, делить целое число на 3, выделять целую часть $[A]$ и идентифицировать входные числа по классам N^+, N^-, R^+, R^-, L^+ и L^-. Наряду с перечисленными арифметическими свойствами система обладает и рядом других, например: все элементы E соединены последовательно и имеют по два входа и по одному выходу (рис. 1).

Система в целом поляризована — входная последовательность $\{0\}$ подается на левый крайний элемент E (однако интересно отметить, что при подаче той же последовательности на правый конец системы ее установившаяся конфигурация немногим отличается от КФФ). Каждый элемент E обладает порогами и одинаковой для всех E задержкой, а также памятью и имеет ограниченную сложность, не зависящую от величины N. Модель характеризуется отсутствием градиента и сравнительной простотой — она может быть реализована на электронных вычислительных элементах. Модель обобщается и на некоторые случаи двумерной структуры.

Области применения. Вышеприведенная модель может быть использована при изучении процессов элиминации и восстановления меристемных клеток в облученных растениях. В качестве конкретного примера можно указать на явление очаговости клеток с аналогичными хромосомными нарушениями в облученной меристеме корешков ячменя, впервые описанное одним из авторов сообщения [2–4]. Сравнение результатов опыта с теоретически ожидаемыми распределениями поврежденных клеток, полученными по формуле Пуассона, с одной стороны, и по формуле Неймана (распределения заражения), с другой, показало гораздо лучшее совпадение их с некоторыми типами распределений заражения. На основе этого был сделан вывод о неслучайном характере группового расположения клеток с аналогичными нарушениями. В качестве объяснения было выдвинуто две гипотезы: 1) генетическая — *аналогичные нарушения возникают в близкородственных клетках в результате их однотипной реакции на облучение*; 2) физиологическая — *распределение аналогичных нарушений объясняется возникновением и распространением между клетками радиотоксинов типа антимитотических* [5–6] *или же ингибирующих восстановление первичных разрывов хромосом* [7].

Более или менее убедительных доказательств в пользу какой-либо из этих гипотез нет. По-видимому, вышеописанная модель дает возможность более конкретно подойти к этим гипотезам, поскольку она имеет силу, на наш взгляд, только во втором случае. Входным сигналом в данном случае является изменение генетической информации в исходной пораженной клетке, вызывающее изменение нормального хода биосинтеза с выделением токсина-ингибитора (выходной сигнал этой клетки). Вследствие эффекта разбавления при наличии порога токсин может оказать действие на ограниченное количество клеток в данном клеточном поколении, т. е. он влияет на более чувствительные клетки в конфигурации из разных клонов клеток (КФФ).

ЛИТЕРАТУРА

1. Аладьев В., Полуэктов Р., 1971. О моделях регуляции пространственной структуры. Изв. АН ЭССР. Биол. (в печати).
2. Орав И., Орав Т., 1965. Об очаговости расположения клеток с вызванными облучением нарушениями хромосом в кончиках корней ячменя. В сб.: Влияние гамма-облучения на организмы. Таллин : 65—76.
3. Крюкова Л. М., Кузин А. М., 1960. О дистанционном воздействии ионизирующей радиации на растения. Биофизика **5** (4) : 450—453.
4. Orav T., 1963. Nakatusjaotuste (Neyman-jaotuste) kasutamisest rakusiseste kiirguskahjustuste uurimisel. Konverentsi «Matemaatika ja tema rakendusalad» materjalid. Tartu : 29—31.
5. Orav T., Orav I., 1963. Kiirituse mõjul muutunud mitooside paiknemisest odra juureotsakestes. Vabariiklik konverents taimefüsioloogia ja -geneetika alal. Tallinn : 180—189.
6. Kuzin A. M., 1961. The biochemical mechanism of the disturbance of cell division by radiation. Initial Effects Ioniz. Radiat., London—New York : 223—235.
7. Wolff S., 1961. Some postradiation phenomena that affect the induction of chromosome aberrations. J. Cellular and Compar. Physiol. **58** (3) 151—162.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
30/IX 1970