

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ
БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

УДК: 575.162:581.4

**НЕТИПИЧНЫЕ ЧЕРЕДОВАНИЯ ОРГАНОВ ЦВЕТКА У *Paeonia*:
СТРУКТУРА И ВОЗМОЖНЫЙ МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ¹**

© 2007 г. М. Д. Логачева, П. А. Прудковский, С. В. Ефимов, А. А. Пенин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119992 ГСП-2, Москва, Ленинские горы

E-mail: alekseypenin@gmail.com

Поступила в редакцию 01.06.2006 г.

Окончательный вариант получен 02.11.2006 г.

Проведено морфологическое изучение цветков разных сортов *Paeonia* L. Показано, что у некоторых сортов происходит образование чередований органов, не свойственных обычным цветкам: чашелистик – (лепесток – тычинка) $\times n$ – плодolistик, где $2 \leq n \leq 4$, т.е. возникают дополнительные области лепестков и тычинок; после любой дополнительной области тычинок может происходить формирование плодolistиков. Показано, что у цветков с нетипичным чередованием органов не происходит нарушения развития типа органов цветка. На основе математического моделирования активности генов показано, что такие чередования могут возникать в результате увеличения пула стволовых клеток, что приводит к задержке терминации развития цветка.

Ключевые слова: ABC-модель, *Paeonia*, стволовые клетки, математическое моделирование биологических процессов.

Несмотря на значительное морфологическое разнообразие цветков, предполагается, что молекулярные механизмы, управляющие их развитием, очень консервативны (Soltis et al., 2002; Krizek, Fletcher, 2005). В настоящее время достигнут значительный прогресс в понимании этих механизмов. На основе изучения мутантов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и *Antirrhinum majus* L. с нарушенной структурой цветка была сформулирована генетическая модель определения типа органа цветка, получившая название ABC-модель (Соен, Meyerowitz, 1991). Согласно ей, гены, определяющие тип органа цветка, подразделяются на три класса: А, В и С. Активность генов класса А определяет развитие чашелистиков, класса С – плодolistиков и обеспечивает терминацию развития цветка; сочетание их активности с активностью генов класса В определяет развитие лепестков (А + В) и тычинок (С + В). Проявление активности генов класса А и С в одном и том же участке флоральной меристемы в одно и то же время невозможна из-за взаимной негативной регуляции генов этих классов (Drews et al., 1991). Эта модель описывает развитие типичного цветка двудольных, включающего элементы четырех типов: чашелистики, лепестки, тычинки и пло-

листики. Позднее ABC-модель была дополнена двумя классами генов: 1) классом D, обнаруженным у петунии *Petunia hybrida*, гены которого отвечают за развитие семяпочек (Colombo et al., 1995), и 2) классом E – при нарушении работы генов, входящих в этот класс, в цветке развиваются только чашелистики (Pelaz et al., 2000).

Большинство объектов, на которых проводят изучение генетического контроля развития цветка, принадлежат к группе “core eudicots” (высших двудольных) (APG, 2003). Цветок большинства представителей этой группы состоит из четырех типов органов, расположенных в строго определенном порядке: чашелистики, лепестки, тычинки и плодolistики. Неоднократно высказывалась мысль о том, что все известные типы цветков можно свести к такому “идеальному” цветку за счет варьирования по нескольким признакам: наличию/отсутствию каких-либо элементов, их числу, форме и окраске, наличию/отсутствию срастания элементов и т.д. (см., например: Mendoza et al., 1998). Несмотря на это, в некоторых случаях структура цветков принципиально не сводима к такому “идеальному” цветку. Задача нашего исследования – изучение полиморфизма структуры цветков сортов пионов (*Paeonia*) с нетипичным для двудольных порядком чередования органов и их анализ с позиций ABC-модели.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы растения вида *Paeonia lactiflora* Pall., сорта из коллекции Ботанического

¹Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-01515), Российской государственной программой по поддержке научных школ (проект № 4202.2006.4), Российской государственной программой по поддержке молодых ученых (проект № 920.2007.4) и Программой Президиума РАН “Динамика генофондов растений, животных и человека”.

сада МГУ, созданные на основе этого вида (Аркадий Гайдар, Victoir de la Marne, Mary Brand, Auguste Dessert, Duc de Wellington, Mons. Martin Cahuzak, Sinbad, Marechal Bigot, President Taft), и межвидовой гибрид *P. lactiflora* Pall. × *P. officinalis* L. – Robert W. Auten. Цветки *Paeonia* спиральные или спироциклические, поэтому к описанию их неприменим термин “круг” или “мутовка”, обычно используемый при формулировке АВС-модели. В нашей работе при описании цветков пионов будет использовано более широкое понятие “области идентичных органов” – органов, для которых не показано или не предполагается разницы в генетическом контроле развития, составляющих непрерывный ряд на оси цветка (Шестаков и др., 2005); число органов в такой области не рассматривается. В некоторых случаях, например для плодолистиков, область может соответствовать кругу. Анализ структуры органов проводили с помощью сканирующей электронной микроскопии; подготовку образцов проводили по ранее описанной методике (Ежова и др., 2002).

Программа, реализующая математическую модель, написана в системе программирования Delphi 5.0 и может работать под ОС Windows 98SE, Me или NT5.X. Она осуществляет расчет динамики функционирования системы генов, взаимодействующих согласно системе дифференциальных уравнений, приведенной в статье. Программа допускает управление шагом интегрирования дифференциальных уравнений, а также параметрами системы, характеризующими состояния генов. Результаты вычислений могут отображаться в виде графиков зависимости концентраций продуктов генов от времени или в виде фазового портрета системы, т.е. зависимости концентраций продукта одного гена от концентрации продукта другого.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Строение цветков вида P. lactiflora (рис. 1). Структура цветка *P. lactiflora* характерна для семейства Раеониасеае в целом: чашечка из пяти чашелистиков; венчик из 5–15 крупных молочно-белых лепестков; андроцей, состоящий из большого числа тычинок; гинецей апокарпный, из 2–7 плодолистиков. Порядок органов цветков не отличается от “идеального цветка” (рис. 1, а)*.

Вегетативные листья *P. lactiflora* характеризуются вытянутыми эпидермальными клетками с гладкой поверхностью и извитыми антиклинальными стенками (рис. 2, а). Структура клеток чашелистиков отражает характерный для семейства постепенный переход от листьев к чашелистикам: клетки первого чашелистика сходны с таковыми листа, однако они менее вытянуты и на их поверхности есть слабозаметные складки (рис. 2, б). Клетки последних (четвертого–пятого) – округлые

или прямоугольные со скругленными углами, на поверхности их имеются многочисленные складки (рис. 2, в). Клетки лепестков вытянуты вдоль оси органа прямоугольной или ромбической формы, их антиклинальные стенки прямые, на поверхности видны частые извитые складки, ориентированные поперечно или под углом к антиклинальным стенкам (рис. 2, з). Клетки тычиночной нити вытянуты вдоль оси органа, поверхность их покрыта продольными складками (рис. 2, д). Поверхность клеток пыльника также складчатая, сами клетки округлые или почти квадратные (рис. 2, е). Эпидермальные клетки плодолистиков прямоугольные или почти округлые, в области завязи – гладкие или мелкоскладчатые, в области столбика – с крупными складками (рис. 2, ж). Поверхность рыльца покрыта многочисленными железистыми волосками (рис. 2, з).

Строение цветков сортов P. lactiflora и гибрида P. lactiflora × P. officinalis. У всех изученных сортов присутствуют те же типы органов цветка, что и у дикого *P. lactiflora*, однако структура всего цветка и порядок чередования этих органов нетипичен для *P. lactiflora* и не описан для каких-либо других видов сем. Раеониасеае. Можно выделить два основных отклонения в структуре этих цветков.

1. Развитие дополнительных областей лепестков и тычинок (сорта: Аркадий Гайдар, Victoir de la Marne, Mary Brand, Auguste Dessert, Duc de Wellington и др.). В простейшем случае образуется цветок со следующим чередованием областей органов: чашелистики, лепестки, тычинки, вторая область лепестков, вторая область тычинок, плодолистки (рис. 1, б). Плодолистки иногда могут не развиваться и рыльцевой ткани (рис. 2, и), но при этом обладают другими характерными признаками, такими как форма и поверхность клеток (рис. 2, к). Внешний вид и поверхность клеток лепестков первой и второй области (рис. 2, л, м) и тычинок первой и второй области (рис. 2, н, о) различаются. Число дополнительных областей в цветке может быть больше, и в общем виде чередование органов в таких цветках можно описать как чашелистик – (лепесток – тычинка) × n – плодолистик, где $2 \leq n \leq 4$.

При формировании цветков на боковых побегах с меньшим, чем на главном побеге, числом органов (в 3–10 раз) число чередований уменьшается (рис. 3, а, б) или происходит формирование цветков с нормальным чередованием органов. Интересно, что эта же закономерность наблюдается и при формировании нетипичных чередований органов у некоторых сортов *Tulipa* sp. (рис. 3, в, г).

2. Развитие области периферических плодолистиков после любой из областей тычинок в предыдущем варианте чередования (сорта: Robert W. Auten, Mons. Martin Cahuzak, Sinbad, Marechal Bigot, Old Tasteful и др.) В простейшем случае чередование органов в таких цветках следующее: чашелистики, лепестки, тычинки, периферические плодолистки (рис. 2, п), вторая область ле-

* С цветными вариантами рис. 1, 3 и 4 можно ознакомиться в интернете по адресу: www.mccme.ru/~mlog/articles/paeonia.

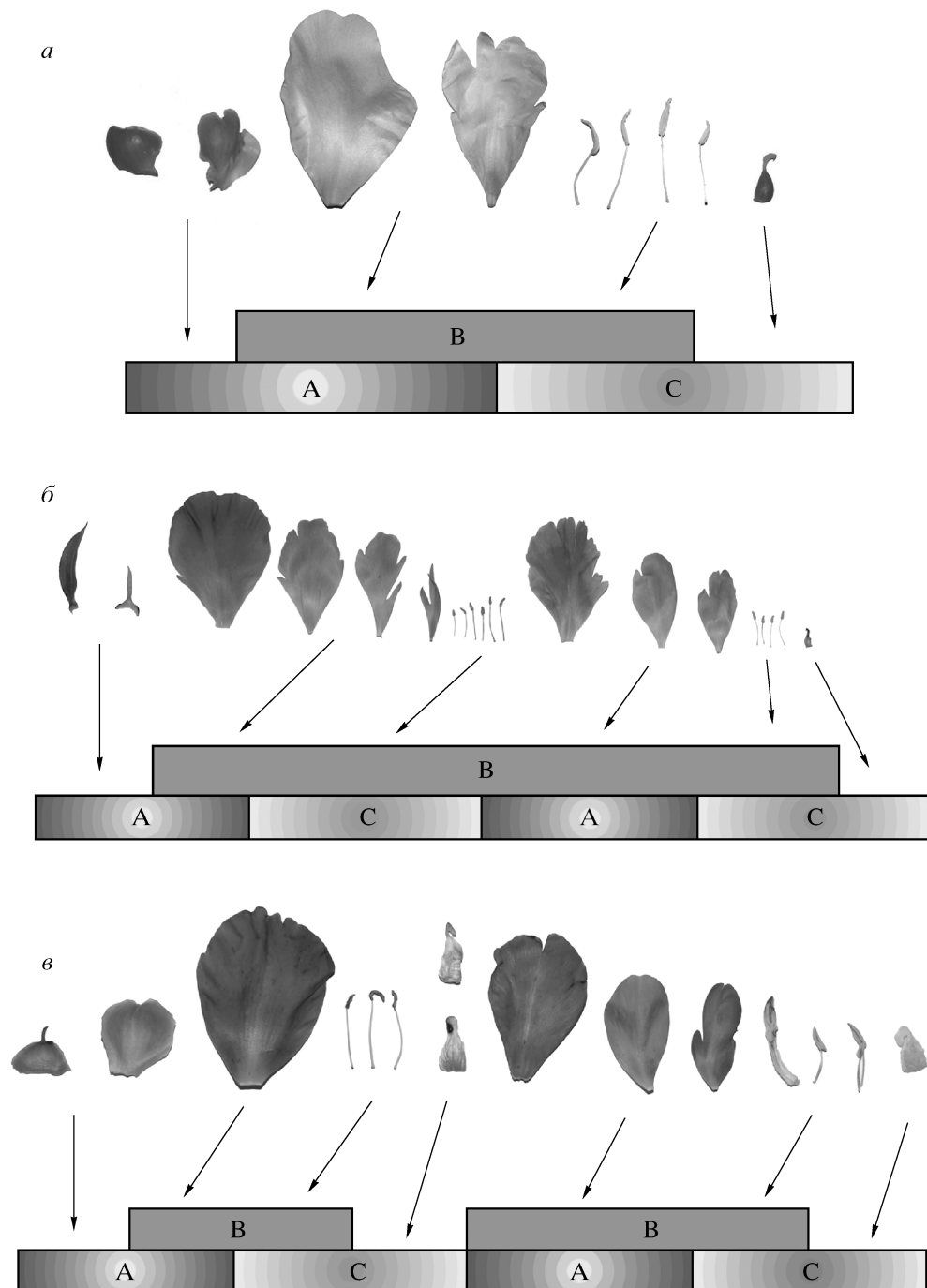


Рис. 1. Последовательность расположения органов в цветках и их интерпретация, основанная на ABC-модели: *a* – *Paeonia lactiflora*, *б* – сорт Victoir de la Marne, *в* – сорт President Taft.

пестков, вторая область тычинок и плодолистиков (рис. 2, *м*), терминирующие ось цветка (рис. 1, *в*). Поверхность клеток эпидермы и рыльцевая ткань периферических плодолистиков (рис 2, *р, с*) сходны с поверхностью эпидермы и рыльцевой тканью у плодолистиков, терминирующих ось цветка (рис. 2, *т-ф*). В случае увеличения количества дополнительных областей лепестков и ты-

чинок периферические плодолистиков могут возникать после любой из областей тычинок.

Интерпретация структуры цветков пионов, основанная на ABC-модели. *Paeonia lactiflora* в норме образует цветок, содержащий те же органы и в том же порядке, что и объекты, на которых проводилось изучение генетического контроля развития цветка, и принадлежит к одной с

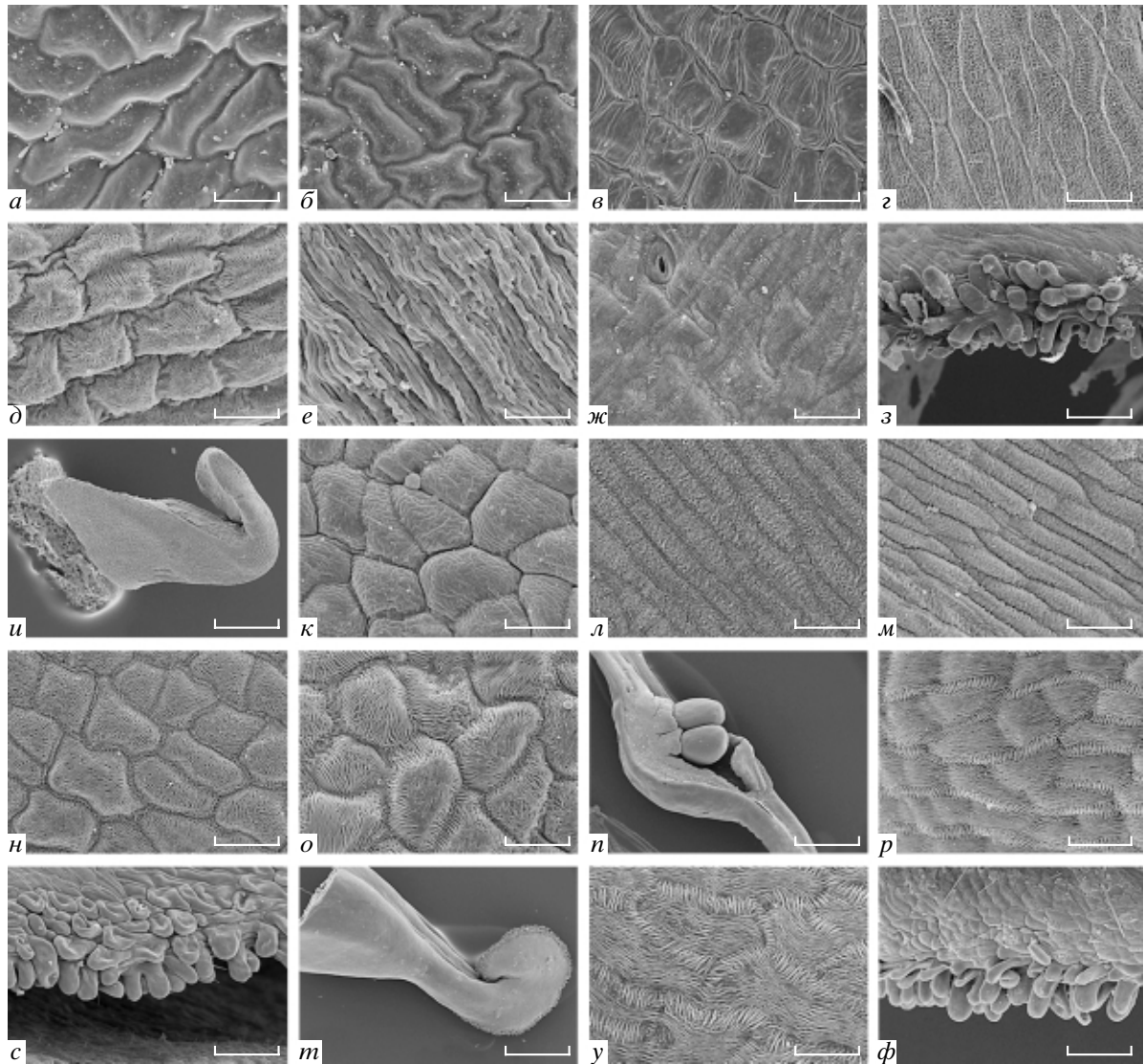


Рис. 2. Структура органов цветка *Paenonia lactiflora*, а также сортов Аркадий Гайдар и President Taft. *a–з* – *Paenonia lactiflora*; поверхность клеток: *a* – вегетативного листа, *б* – первого чашелистика, *в* – пятого чашелистика, *г* – лепестка, *д* – тычиночной нити; *е* – пыльник, *ж* – плодolistик, *з* – рыльцевая ткань. *и–о* – сорт Аркадий Гайдар; терминальный плодolistик: *и* – общий вид, *к* – поверхность клеток; *л* – лепестков первой области, *м* – лепестков второй области, *н* – тычинок первой области, *о* – тычинок второй области. *п–ф* – сорт President Taft; периферический плодolistик: *п* – общий вид, *р* – поверхность клеток, *с* – рыльцевая ткань; центральный плодolistик: *т* – общий вид, *у* – поверхность клеток в области столбика, *ф* – рыльцевая ткань. Масштаб: 40 (*a, e, ж, л, м, o*), 60 (*б, в, н, c*), 80 (*г, ф*), 30 (*д, p, y*), 100 (*з*), 300 (*и*), 15 (*к*), 1000 (*п, т*) мкм.

ними группе организмов – высшим двудольным. Исходя из гипотезы о единстве механизмов генетического контроля развития цветка (Soltis et al., 2002; Krizek, Fletcher, 2005) можно предполагать, что развитие цветка *P. lactiflora* контролируется сходным образом и может быть описано с помощью ABC-модели (рис. 1, *a*). В цветках сортов *P. lactiflora* и гибрида *P. lactiflora* × *P. officinalis* с нетипичным чередованием органов присутствуют все типы органов, характерные для цветка вида *P. lactiflora*, это означает, что функции генов ABC-классов по контролю формирования типа органа

не нарушены (рис. 1, *б, в*). Несмотря на это, в цветке образуются дополнительные области, т.е. может быть нарушена функция генов С-класса по терминации развития. В настоящее время известно два механизма реализации С-функции. В первом случае, характерном для *A. thaliana* и *A. majus*, формирование генеративных органов и терминация развития находятся под контролем одного гена, и у мутантов по такому гену нарушаются одновременно обе функции. Так, мутант *A. thaliana* по гену *AG-AMOUS* формирует цветки, лишённые тычинок и плодolistиков и обладающие неограниченным ро-

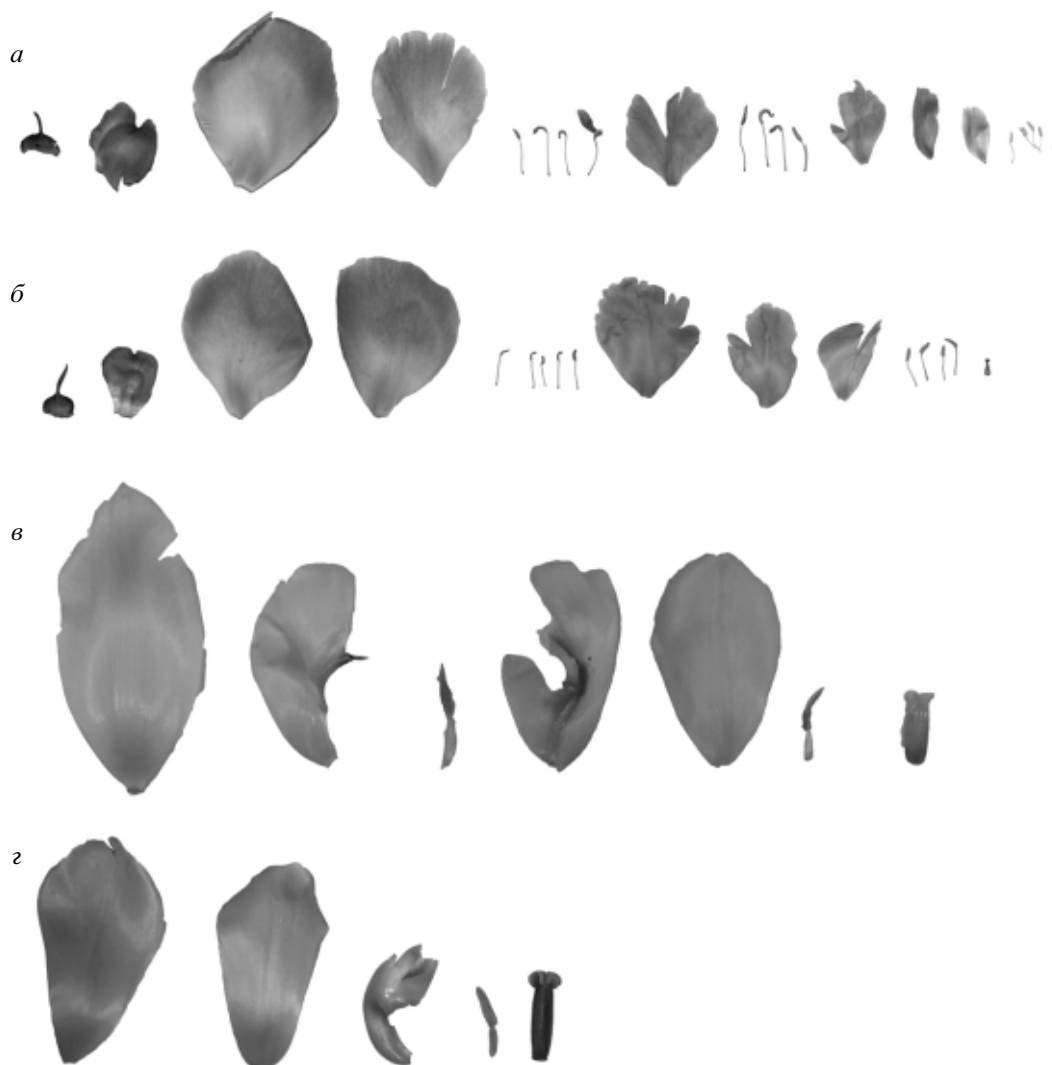


Рис. 3. Последовательность расположения органов в цветках: *Paeonia lactiflora* (сорт Auguste Dessert) – на главном (а) и боковом (б) побегах и *Tulipa* sp. (сорт Monte Carlo) – на главном (в) и боковом (г) побегах.

стом (развивается до 70 органов, аллель *ag-1*). При этом наибольшее количество продукта гена необходимо для терминации флоральной меристемы, меньшее – для определения типа органов. Также возможно, что в реализации этих функций задействованы разные участки белка (Sieburth et al., 1995). Во втором случае происходит разделение функций класса С между разными генами. Так, у *Zea mays* известны два гомолога *AG* – *ZAG1* и *ZMM2*, которые экспрессируются в том участке флоральной меристемы, где впоследствии возникают генеративные органы, однако при утрате функции одного из них (*ZAG1*) развитие генеративных органов не нарушается, тогда как детерминированность цветка теряется (Mena et al., 1996). Аналогичный механизм реверсий от генеративных органов к листьям наблюдается у *Impatiens balsamina*. Гомолог *AG* у этого вида (*IbAG*) экспрессируется в мери-

стеме таких ревертирующих цветков на том же уровне, что и в нормальных цветках, но не обеспечивает терминации, что делает вероятным обеспечение терминации другим фактором, действующим независимо от *IbAG* (Ordidge et al., 2005). Если бы нарушения в цветках *Paeonia* были связаны с нарушением по первому типу, то наблюдался бы недетерминированный рост оси, если по второму типу – на конце оси наблюдались бы не только плодолистики. Так как цветки сортов *Paeonia* всегда терминализируются плодолистиками, то функция генов класса С по терминации развития не нарушена.

Таким образом, без нарушения функций генов классов А, В и С (рис. 1, б, в) в цветках *Paeonia* происходит изменение количества областей экспрессии этих генов, в результате чего можно выделить два типа процессов, не наблюдаемых в обычных цветках: 1) чередование областей с экспрессией генов

классов А и С (рис. 1, б, в) и 2) снижение активности генов класса В (рис. 1, в), которое может происходить после любой дополнительной области тычинок.

Моделирование смены функций А и С. Рассмотрим механизмы, которые могут приводить к чередованию А и С вдоль оси цветка без нарушения функционирования генов этих классов. В математических моделях, описывающих функционирование генетической сети, которая контролирует развитие цветка, охарактеризовано такое состояние, когда происходит синхронное изменение (увеличение и уменьшение) количества продуктов генов классов А и С в результате взаимного ингибирования этих генов (Mendoza et al., 1999; Галимзянов, Чураев, 2001; Чураев, Галимзянов, 2001). При отклонении параметров оно переходит в режим с преобладанием продукта одного из генов. Можно предположить, что чередование функций А и С возникает в результате функционирования такого режима в апексе цветка.

Рассмотрим эту систему генов. Будем использовать модель (Coutinho et al., 2006), в которой влияние продукта каждого гена имеет дискретный характер: продукт гена С ингибирует экспрессию гена А, если его концентрация больше некоторого порогового значения ($C > T_C$), и, аналогично, продукт гена А ингибирует экспрессию гена С, если $A > T_A$. Кроме того, будем учитывать, что влияние может происходить с некоторым запаздыванием (соответственно τ_C и τ_A для генов С и А). Приближения, связанные с введением дискретизации и запаздывания, необходимы в связи с тем, что в реальности система значительно более сложна, но работу длинной цепочки связей можно в первом приближении описывать одной связью, однако запаздывающей и имеющей пороговый характер. Такой подход не позволяет в точности смоделировать реальную генную сеть, однако позволяет продемонстрировать основные качественные особенности ее работы. При этих приближениях система может быть описана системой двух дифференциальных уравнений.

$$\dot{C} = \begin{cases} -C(t - \tau_C), & A(t - \tau_A) > T_A \\ 1 - C(t - \tau_C), & A(t - \tau_A) < T_A, \end{cases}$$

$$\dot{A} = \begin{cases} -A(t - \tau_A), & C(t - \tau_C) > T_C \\ 1 - A(t - \tau_A), & C(t - \tau_C) < T_C. \end{cases}$$

Такая система имеет две устойчивых точки ($C = 0; A = 1$) и ($C = 1; A = 0$). Практически все начальные условия приводят систему в одну из них. Исключительным является решение, разделяющее эти две области начальных условий. Оно представляет собой синхронные колебания концентраций продуктов обоих генов около их пороговых значений (рис. 4, а)**. При небольшом отклонении параметров происходит переход в одну из устойчивых

точек (рис. 4, б). Для растения это означало бы, что на протяжении всего развития цветка был бы активен только один из генов, чего в реальности не происходит. Таким образом, для описания ситуации, в которой наблюдается колебание концентраций продуктов двух генов в противофазе, данной модели недостаточно. Для возникновения таких колебаний необходимо наличие дополнительных генов, продукты которых регулируют уровень экспрессии генов классов А и/или С.

Для отдельных генов класса С показана активация продуктами генов, отвечающими за поддержание пролиферативной активности меристемы. Так, например, ген *A. thaliana* AG активируется продуктом гена *WUSCHEL* (*WUS*), который отвечает за поддержание пролиферативной активности меристем побегов. В свою очередь продукт гена AG подавляет экспрессию гена *WUS*, что и приводит к терминации развития цветка (Lohmann et al., 2001). Негативная регуляция экспрессии генов класса А осуществляется при этом с помощью микроРНК, которые не позволяют осуществлять синтез функционального продукта даже при наличии РНК гена *AP2*. Регуляция экспрессии генов, кодирующих эти микроРНК, осуществляется не непосредственно AG, а другими генами, принимающими участие в развитии генеративных органов (Chen, 2004).

Рассмотрим систему из трех генов. Добавим в нее ген класса F (аналогичный по функциям гену *WUS*), продукт которого позитивно регулирует уровень экспрессии гена С, в свою очередь ингибирующего экспрессию гена F. В системе добавляются три новых параметра – пороги T_{C2} и T_F , определяющие соответственно условия ингибирования экспрессии гена F продуктом гена С и активации экспрессии гена С продуктом гена F, а также τ_F – время запаздывания воздействия продукта гена F. В такой системе двух генов с одной положительной и одной отрицательной обратной связью без учета гена А возможно появление предельного цикла, аналогичного поведению известной математической модели Лотка–Вольтерра, или “хищник–жертва” (Coutinho et al., 2006). Изменения концентрации генов теперь будет описывать система из трех дифференциальных уравнений:

$$\dot{C} = \begin{cases} F(t - \tau_F), & F(t - \tau_F) > T_F \oplus A(t - \tau_A) < T_A \\ F(t - \tau_F) - C(t - \tau_C), & \text{в остальных случаях} \end{cases}$$

$$\dot{A} = \begin{cases} -A(t - \tau_A), & C(t - \tau_C) > T_C \\ 1 - A(t - \tau_A), & C(t - \tau_C) < T_C. \end{cases}$$

$$\dot{F} = b \times \begin{cases} -F(t - \tau_F), & C(t - \tau_C) > T_{C2} \\ 1 - F(t - \tau_F), & C(t - \tau_C) < T_{C2}. \end{cases}$$

Коэффициент b в этой системе задает скорость изменения концентрации продукта гена F. В отличие от системы двух генов в данном случае устойчивых точек нет – вместо них формируется

**Программа с реализацией этой и следующей модели доступна в интернете по адресу: www.mccme.ru/~mlog/articles/paeonia.

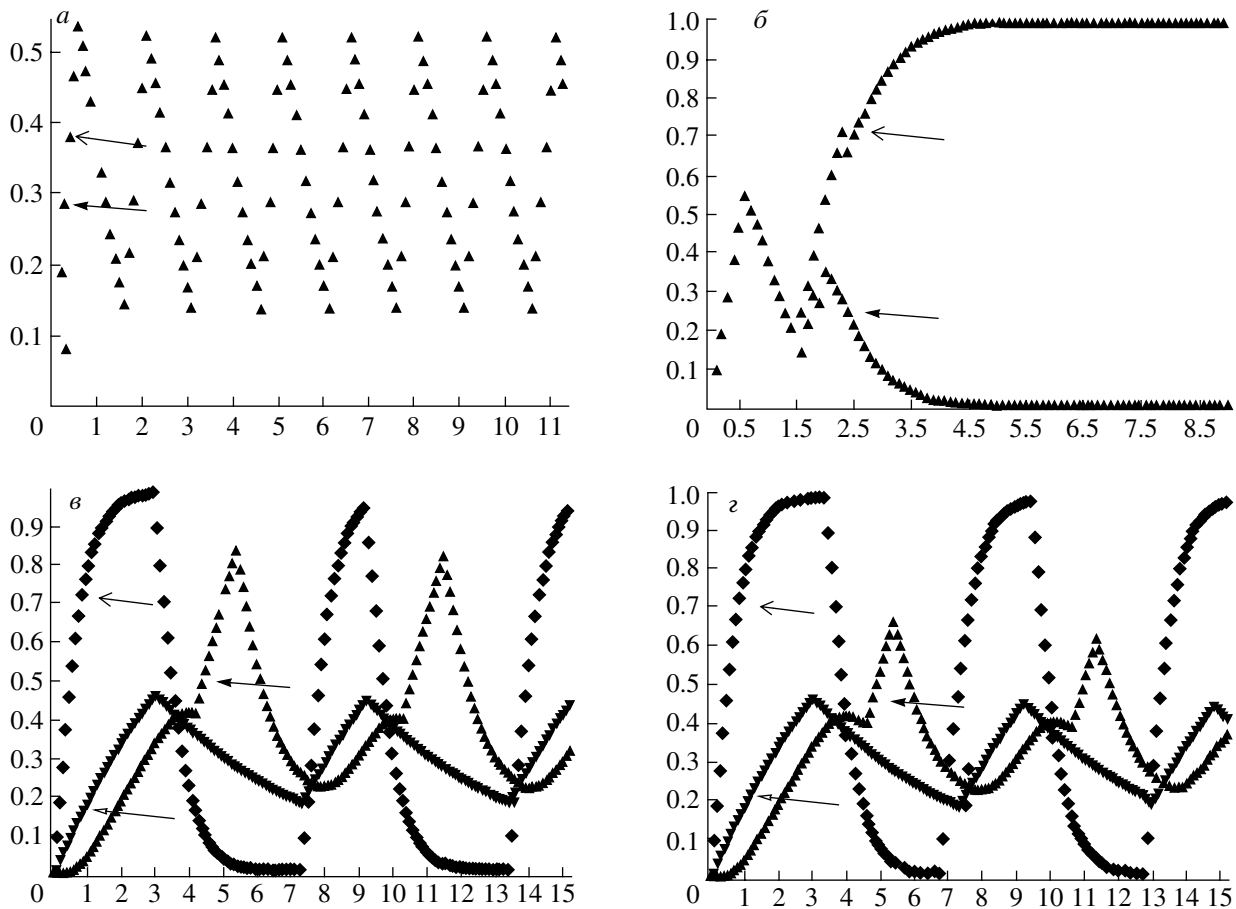


Рис. 4. Результаты работы дискретной модели. Показана динамика изменения концентраций продуктов генов во времени. Решения для системы из двух генов: *a* – при равенстве параметров (кривые для А и С совпадают), *б* – при малых отклонениях параметров; решения для системы из трех генов: *в* – при равенстве параметров, *г* – при отклонениях параметров. Классы генов: (—) – А, (—) – С, (—) – F. По оси абсцисс – время, такты работы программы; по оси ординат – концентрация продуктов генов, доля от максимального количества молекул при текущих установках модели.

предельный цикл, основанный на взаимодействии F и C и модифицированный влиянием продукта гена А. В результате возникают устойчивые колебания концентраций продуктов генов С и А в противофазе (рис. 4, в), которые остаются стабильными даже при отклонении параметров, характеризующих активность генов не менее чем на 20% (рис. 4, г). Чередование органов может возникать в результате такого взаимодействия, когда после активации генов класса С не происходит окончательного подавления активности генов класса F, но при этом вследствие снижения активности генов класса F происходит снижение активности генов класса С, и цикл возвращается к исходному состоянию.

Отсутствие окончательного подавления генов класса F в цветках сортов *Paeonia* при формировании дополнительных областей органов может быть связано с сильным увеличением меристемы (пула стволовых клеток) в цветках, развитие которых контролируют гены класса F. О наличии та-

ких изменений свидетельствует увеличение числа органов цветка у сортов по сравнению с растениями исходного вида (*Paeonia lactiflora*). В случае уменьшения пула стволовых клеток на боковых побегах (о чем свидетельствует сильное уменьшение числа органов цветков, формирующихся на них, по сравнению с главным) число чередований уменьшается (рис. 3, а, б) или происходит формирование цветков с нормальным чередованием органов.

Второе наблюдаемое в цветках *Paeonia* явление – снижение активности генов класса В после некоторых дополнительных групп тычинок, приводящее к формированию периферических плодолистиков, также может быть связано со взаимоотношениями генов по типу “хищник-жертва”. Так, у *A. thaliana* ген *SUPERMAN* (*SUP*) препятствует транспорту продуктов генов класса В в область образования плодолистиков. Этот ген активируется при наличии активности генов классов В и С – на границе между тычинками и плодолистиками. В цветках *Paeonia* в случае продолжения роста апикальное плодолистиков при отсут-

ствии активности генов класса В ген, ортологичный *SUP*, становится неактивен, что позволяет заново активироваться генам класса В. Возникновение плодolistиков только после некоторых областей тычинок, вероятно, объясняется тем, что активность генов класса С и/или В не всегда достигает уровня, необходимого для активизации ортолога *SUP*.

Таким образом, нетипичное чередование органов у сортов *Paeonia*, скорее всего, связано с увеличением пула стволовых клеток, пролиферация которых не сразу подавляется после активации генов класса С. В результате происходит несколько циклов увеличения/снижения активности генов класса С, и такой цикл повторяется несколько раз в зависимости от исходного размера пула стволовых клеток. Для проверки выдвинутой гипотезы о возникновении таких чередований необходимо проведение молекулярно-генетических исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галимзянов А.В., Чураев Р.Н. Исследование динамики системы управления морфогенезом цветка *Arabidopsis thaliana* методом обобщенных пороговых моделей. Уфа: УНЦ РАН, 2001. 42 с.
- Ежова Т.А., Солдатова О.П., Склярова О.А. Ген *NANA* – регулятор делений и растяжений клеток стебля *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Генетика. 2002. Т. 39. № 1. С. 63–71.
- Чураев Р.Н., Галимзянов А.В. Моделирование реальных эукариотических управляющих генных подсетей на основе метода обобщенных пороговых моделей // Молекуляр. биология. 2001. Т. 35. № 6. С. 1088–1094.
- Шестаков С.В., Пенин А. А., Логачева М.Д., Ежова Т.А. Новая модифицированная схема генетического контроля развития цветка // Технологии живых систем. 2005. Т. 2. № 1–2. С. 37–46.
- APG: Angiosperm phylogeny group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Bot. J. Linn. Soc. 2003. V. 141. P. 399 – 436.
- Chen X.A. microRNA as a translational repressor of *APETALA2* in *Arabidopsis* flower development // Science. 2004. V. 303. P. 2022–2025.
- Coen E.S., Meyerowitz E.M. The war of the whorls - genetic interactions controlling flower development // Nature. 1991. V. 353. P. 31–37.
- Colombo L., Franken J., Koetje F. et al. The petunia MADS box gene *FBP11* determines ovule identity // Plant Cell. 1995. V. 7. P. 1859–1868.
- Coutinho R., Fernandez B., Lima R., Meyroneinc A. Discrete time piecewise affine models of genetic regulatory networks // J. Math. Biol. 2006. V. 52. № 4. P. 524–570.
- Drews G.N., Bowman J.L., Meyerowitz E.M. Negative regulation of the *Arabidopsis* homeotic gene *AGAMOUS* by the *APETALA2* product // Cell. 1991. V. 65. P. 991–1001.
- Krizek B.A., Fletcher J.C. Molecular mechanisms of flower development: an armchair guide // Nat. Rev. Genet. 2005. V. 6. P. 688–698.
- Lohmann J.U., Hong R.L., Hobe M. et al. A molecular link between stem cell regulation and floral patterning in *Arabidopsis* // Cell. 2001. V. 105. P. 793–803.
- Mena M., Ambrose B.A., Meeley R.B. et al. Diversification of C-function activity in maize flower development // Science. 1996. V. 274. P. 1537–1540.
- Mendoza L., Alvarez-Buylla E.R. Dynamic of the genetic regulatory network for *Arabidopsis thaliana* flower morphogenesis // J. Theor. Biol. 1998. V. 193. P. 307–319.
- Mendoza L., Thieffry D., Alvarez-Buylla E.R. Genetic control of flower morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*: a logical analysis // Bioinformatics. 1999. V. 15. P. 593–606.
- Ordidge M., Chiurugwi T., Tooke F. et al. *LEAFY*, *TERMINAL FLOWER1* and *AGAMOUS* are functionally conserved but do not regulate terminal flowering and floral determinacy in Impatiens balsamina // Plant J. 2005. V. 44. P. 985–1000.
- Pelaz S., Ditta G.S., Baumann E. et al. B and C floral organ identity functions require *SEPALLATA* MADS-box genes // Nature. 2000. V. 405. P. 200–203.
- Sieburth L.E., Running M.P., Meyerowitz E.M. Genetic separation of third and fourth whorl functions of *AGAMOUS* // Plant Cell. 1995. V. 7. P. 1249–1258.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Albert V.A. et al. Missing links: the genetic architecture of flower and floral diversification // Trends Plant Sci. 2002. V. 7. № 1. P. 22–31.

Unusual Alternations of Floral Organs in *Paeonia*: Structure and Possible Mechanism of Formation

© 2007 г. М. Д. Logacheva, P. A. Prudkovskiy, S. V. Efimov, and A. A. Penin

Moscow State University, Leninskie gory, Moscow, 119992 Russia

E-mail: alekseypenin@gmail.ru

Received June 1, 2006; in final form, November 2, 2006

Abstract—Morphological analysis of flowers was carried out in *Paeonia* cultivars. Some unusual alternations of floral organs were described: sepal–(petal–stamen) × N–carpel, where $2 \leq n \leq 4$ (appearance of an additional zone of petal and stamen formation in the medial flower part). The identity of floral organs was not affected in the flowers with this unusual alternation. It was shown on the basis of mathematical simulation of the genes responsible for flower development that these alternations may be determined by increased pool of stem cells, which may lead to delayed termination of flower development.

Key words: ABC-model, *Paeonia*, stem cells, mathematical simulation of biological processes.