

КРИТЕРИИ ОПТИМАЛЬНОГО ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВЕТВЯЩИХСЯ ТРАНСПОРТНЫХ СИСТЕМ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

Транспорт воды, кислорода, углекислого газа, питательных веществ и продуктов обмена в тканях животных осуществляется по ветвящимся системам артерий и вен. В тканях растений ветвящиеся транспортные русла представлены сосудисто-волокнистыми пучками листьев. Часть поперечного сечения каждой жилки листа занята сосудами ксилемы – проводящей тканью, обеспечивающей движение воды и растворенных в ней питательных веществ из почвы от корней растения к его верхушке, и сосудами флоэмы, обеспечивающей обратное движение растительного сока с продуктами фотосинтеза от листьев вниз, к другим органам растения. Характер ветвления сосудисто-волокнистых пучков разных видов растений специфичен и генетически детерминирован. Строение сети артерий разных органов имеет свои особенности. Для количественного исследования геометрических параметров транспортных систем используют препараты из фиксированных формалином артериальных и венозных сосудов [1] или ангиограммы - рентгеновские снимки сосудов, заполненных рентгеноконтрастным веществом. Из листьев приготавливают специальные просветленные препараты с окрашенной сетью жилок [2,3].

При исследовании биологических объектов весьма полезными оказались модельные представления об их оптимальном устройстве и критериях функционирования. За время эволюции сердечно-сосудистая, дыхательная, опорно-двигательная и другие системы животных, а также соответствующие системы растений приспособились к выполнению своих функций, так что параметры строения и работы этих систем хорошо согласуются с расчетами по соответствующим оптимальным моделям [4]. Для артериальных систем легких, мозга проведены довольно подробные измерения и расчеты, выявившие целый ряд оптимальных свойств, обеспечивающих минимальные затраты энергии при транспорте в каждую точку органа. При исследовании транспортных систем листьев ограничиваются как правило измерениями числа жилок на единицу поверхности (плотность жилкования),

общей длины жилок, числом порядков ветвления [5]. В предыдущей работе [6] авторами проведено более детальное исследование геометрических параметров ветвящихся сосудисто-волокнистых пучков разных типов и проверено выполнение одного из возможных критериев оптимальности функционирования транспортной системы листьев. Обнаружено соответствие теоретических расчетов с результатами измерений на отсканированных препаратах листьев, а также подобие оптимальных критериев устройства транспортных систем растений и животных. В данной работе приведены результаты исследования других возможных критериев оптимальной работы транспортных систем, а результаты теоретических расчетов сравниваются с данными измерений, в том числе и собственных.

Для описания порядков ветвления нами использовалась методика, применяемая в медицине для анализа ангиограмм и препаратов сосудов. При этом самым мелким, визуально различимым жилкам приписывался первый порядок ветвления, а далее прослеживалась вся система жилок и при слиянии двух жилок одного (n -го) порядка образовавшаяся жилка получала номер $n+1$, а при слиянии жилок n -го и $n+1$ -го порядка получался порядок $n+1$. Затем нумерация обращалась, так что самые крупные жилки получали 1-й порядок ветвления. При таком подходе один порядок ветвления получают сосуды с близкими по величине диаметрами.

Среди оптимальных моделей артериального русла известна модель С.Мюррея [7], предполагающая, что геометрические параметры транспортной системы обеспечивают минимум суммарной энергии, рассеиваемой при движении крови, и энергии на поддержание системы сосудов, пропорциональной объему стенок сосудов или полному объему системы. При этом радиусы сосудов r_i до каждого ветвления ($i = 0$) и после ветвления ($i = 1, \dots, n$) связаны соотношением :

$$r_0^3 = \sum_{i=1}^n r_i^3 \quad (1)$$

Для пуазейлевского течения жидкости по системе сосудов, рассматриваемой как совокупность жестких трубок кругового сечения критерий оптимальности Мюррея выполняется при постоянном напряжении вязкого трения τ на стенках труб разных радиусов. Поддержание движения с постоянным τ в артериальных сосудах возможно, например, за счет активного изменения радиуса сосуда при сокращении

гладких мышц в стенках и благодаря наличию механорецепторов, отслеживающих величину τ на стенке сосуда. Для транспортных систем растений выполнение этого принципа оптимальности не проверялось.

Еще одна модель оптимальной ветвящейся транспортной системы предложена в [8]. Рассматривается правильный трубопровод, в котором каждая труба n -го порядка разветвляется на m труб $(n+1)$ -го порядка, имеющих одинаковые длины l_n и площади поперечного сечения s_n . При этом область Σ_n , питаемая любой трубой n -го порядка вместе со всеми ее ответвлениями, делится на m равных и подобных исходной областей, питаемых каждая своей трубой $(n+1)$ -го порядка. Из геометрических свойств такого трубопровода для плоской задачи можно получить [8] для длин l_n труб n -го порядка :

$$l_n = m^{-n/2} \varphi_n L_0, n = 0, \dots, N \quad (2)$$

где L_0 - характерный линейный размер всей области, обеспечиваемой трубопроводом, φ_n - безразмерный параметр, отражающий соотношение между длиной трубы и размером питаемой ею области :

$$\varphi_n = l_n / \sqrt{\Sigma_n}$$

В работе [8] исследована такая оптимальная модель ветвящегося трубопровода, для которой при фиксированном суммарном объеме V труб гидравлическое сопротивление R пуазейлевскому течению вязкой жидкости минимально. Решение соответствующей экстремальной задачи позволяет получить зависимость между площадями труб соседних порядков ветвления. Полученные соотношения согласуются с результатами измерений длин и радиусов ветвящихся артериальных систем легких и мозга [1]. В работе [6] проверялось соответствие этой модели геометрическим характеристикам трех типов сосудисто-волокнистых пучков листьев растений. Поскольку представления о механике движения растительного сока по сосудам значительно более скудные, чем данные о механике кровотока, имеет смысл получить решения экстремальных задач и для других критериев оптимальности, представляющихся разумными для функционирования транспортных систем. Эти критерии – общая площадь поверхности S сосудов, поскольку движение компонентов жидкости

между проводящими сосудами и клетками тканей происходит через поверхность трубопровода, а также мощность W , рассеиваемая при движении жидкости, полная сила вязкого трения F_{tr} на стенках труб и время движения T жидкости по ветвящейся системе труб до самых мелких сосудов и клеток питаемого органа или ткани. Течение крови по сосудам определяется разницей давлений на артериальном и венозном концах каждого участка трубопровода, а движение растительного сока по проводящим тканям – также разностью давлений, обеспечиваемой работой корневой системы и испарением воды с поверхности листьев (транспирацией). Будем использовать выражения для скорости течения, объемного расхода, трения на стенках для задачи Пуазейля о течении однородной несжимаемой вязкой жидкости по жесткой трубе кругового сечения под действием перепада давления $\delta P_n = P_n - P_{n-1}$ и для одномерной задачи фильтрации жидкости в пористой среде по закону Дарси. Тогда для выбранных критериев с учетом (2) получим :

$$\begin{aligned} V &= \sum_{n=0}^N \pi r_n^2 l_n m^n = L_0 \sum_{n=0}^N m^{n/2} \varphi_n s_n \\ S &= \sum_{n=0}^N 2\pi r_n l_n m^n = 2L_0 \sqrt{\pi} \sum_{n=0}^N m^{n/2} \varphi_n s_n^{1/2} \\ R &= \frac{P_0 - P_{n+1}}{Q_0} = 8\pi\eta \sum_{n=0}^N r_n^{-\chi} l_n m^{-n} = \xi L_0 \sum_{n=1}^N m^{-3n/2} \varphi_n s_n^{-\chi} \end{aligned} \quad (3)$$

$$W = (P_0 - P_{n+1})Q_0 = Q_0^2 \xi L_0 \sum_{n=1}^N m^{-3n/2} \varphi_n s_n^{-\chi} = Q_0^2 R$$

$$F_{tr} = \sum_{n=0}^N 2\pi r_n l_n \tau_n m^n = Q_0 \xi \eta L_0 \sum_{n=0}^N m^{-n/2} \varphi_n s_n^{1-\chi}$$

$$T = \sum_{n=0}^N \frac{l_n}{v_n} = \sum_{n=0}^N \frac{l_n s_n}{Q_n} = \frac{L_0}{Q_0} \sum_{n=0}^N m^{n/2} \varphi_n s_n = \frac{V}{Q_0}$$

где Q_0 - полный объемный ток жидкости через трубопровод, $\xi = 8/\pi$, $\chi = 2$ для течения Пуазейля и $\chi = 1$ для фильтрации, η и v - вязкость и скорость движения жидкости. Среди критериев в (3) независимыми оказываются только четыре, например, V, S, R, F_{tr} . Исследуем выражения этих параметров в (3). Необходимым условием сходимости рядов в правых частях (3) является стремление к нулю их n -ых членов :

$$\begin{aligned}
\mathbf{V}_n &= \mathbf{m}^{n/2} \varphi_n \mathbf{s}_n \longrightarrow 0 \\
\mathbf{S}_n &= \mathbf{m}^{n/2} \varphi_n \mathbf{s}_n^{1/2} \longrightarrow 0 \\
\mathbf{R}_n &= \mathbf{m}^{-3n/2} \varphi_n \mathbf{s}_n^{-\chi} \longrightarrow 0 \\
\mathbf{F}_n &= \mathbf{m}^{-n/2} \varphi_n \mathbf{s}_n^{1-\chi} \longrightarrow 0
\end{aligned} \tag{4}$$

Для разных пар (Ω_1, Ω_2) критериев из (3) найдем \mathbf{s}_n из решения соответствующей экстремальной задачи с ограничением в виде равенства :

$$\begin{aligned}
\Omega_1(\bar{\mathbf{s}}) &\longrightarrow \min \\
\Omega_2(\bar{\mathbf{s}}) &= \Omega = \text{const} \\
\bar{\mathbf{s}} &= (\mathbf{s}_0, \dots, \mathbf{s}_N)
\end{aligned} \tag{5}$$

Предположим для простоты, что длина \mathbf{l}_n трубок одного порядка меняется пропорционально линейному размеру \mathbf{L}_n питаемой ею области, так что $\varphi_n = \varphi = \text{const}, n = 0, \dots, N$. Функция Лагранжа для (5) имеет вид :

$$\Lambda(\bar{\mathbf{s}}, \bar{\boldsymbol{\lambda}}) = \lambda_1 \Omega_1(\bar{\mathbf{s}}) + \lambda_2 \Omega_2(\bar{\mathbf{s}})$$

а условия $\Lambda(\bar{\mathbf{s}}, \bar{\boldsymbol{\lambda}})'_{\mathbf{s}_n} = 0, n = 0, \dots, N$ дают следующие выражения для \mathbf{s}_n :

$$\begin{aligned}
\text{I. } \mathbf{s}_n &= \mathbf{s}_0 \mathbf{m}^{\frac{-2n}{\chi+1}} \Rightarrow \frac{\mathbf{s}_n}{\mathbf{s}_{n+1}} = \mathbf{m}^{\frac{2}{\chi+1}} \text{ для } (\Omega_1, \Omega_2) = \{(\mathbf{R}, \mathbf{V}), (\mathbf{W}, \mathbf{V}), (\mathbf{R}, \mathbf{T}), (\mathbf{W}, \mathbf{T})\} \\
\text{II. } \mathbf{s}_n &= \mathbf{s}_0 \mathbf{m}^{\frac{-4n}{2\chi+1}} \Rightarrow \frac{\mathbf{s}_n}{\mathbf{s}_{n+1}} = \mathbf{m}^{\frac{4}{2\chi+1}} \text{ для } (\Omega_1, \Omega_2) = \{(\mathbf{R}, \mathbf{S}), (\mathbf{W}, \mathbf{S})\} \\
\text{III. } \mathbf{s}_n &= \mathbf{s}_0 \mathbf{m}^{\frac{-n}{\chi}} \Rightarrow \frac{\mathbf{s}_n}{\mathbf{s}_{n+1}} = \mathbf{m}^{\frac{1}{\chi}} \text{ для } (\Omega_1, \Omega_2) = \{(\mathbf{F}_{\text{tr}}, \mathbf{V}), (\mathbf{F}_{\text{tr}}, \mathbf{T})\} \\
\text{IV. } \mathbf{s}_n &= \mathbf{s}_0 \mathbf{m}^{\frac{-2(n+1)}{2\chi-1}} \Rightarrow \frac{\mathbf{s}_n}{\mathbf{s}_{n+1}} = \mathbf{m}^{\frac{2}{2\chi-1}} \text{ для } (\Omega_1, \Omega_2) = \{(\mathbf{F}_{\text{tr}}, \mathbf{S})\} \\
\text{V. } \mathbf{s}_n &= \mathbf{s}_0 \mathbf{m}^{-n} \Rightarrow \frac{\mathbf{s}_n}{\mathbf{s}_{n+1}} = \mathbf{m} \text{ для } (\Omega_1, \Omega_2) = \{(\mathbf{F}_{\text{tr}}, \mathbf{R}), (\mathbf{F}_{\text{tr}}, \mathbf{W})\}
\end{aligned} \tag{6}$$

При $\chi = 2$ соотношения (6) вместе с (2) определяют геометрию оптимального в смысле тех или иных критериев (3) трубопровода.

Предположение о паузейлевском течении жидкости по природным трубопроводам может быть оправданным для кровеносных сосудов, однако проводящие ткани растений существенно отличаются от прямых полых трубок кругового сечения. Ксилема и флоэма включают сосуды, трахеиды – элементы,

утратившие свое клеточное содержимое и представляющие совокупность клеточных стенок, пронизанных многочисленными порами, с нерегулярными поперечными сечениями. Поэтому более обоснованным представляется рассмотрение движения растительного сока как фильтрации в пористой среде. В общем, для трубопроводов живой природы имеет смысл исследовать соотношения (6) для произвольных значений χ . Этот произвол ограничен теоретическими соотношениями (4) и условием $\chi > 0$, поскольку сопротивление движению жидкости должно уменьшаться с увеличением площади сечения трубки. Проверим, при каких значениях χ условия сходимости (4) непротиворечивы для соответствующих пар критериев. Получим следующие диапазоны :

$$\begin{aligned}
 &\text{ряды для } \mathbf{R} \text{ и } \mathbf{V} \text{ сходятся при } \chi \in]0;3[\\
 &\text{ряды для } \mathbf{R} \text{ и } \mathbf{S} \text{ сходятся при } \chi \in]0;1.5[\\
 &\text{ряды для } \mathbf{F}_{\text{тр}} \text{ и } \mathbf{V} \text{ сходятся при } \chi \in]1;2[\quad (7) \\
 &\text{ряды для } \mathbf{F}_{\text{тр}} \text{ и } \mathbf{S} \text{ сходятся при } \chi \in]1;1.5[\\
 &\text{ряды для } \mathbf{F}_{\text{тр}} \text{ и } \mathbf{R} \text{ сходятся при } \chi \in]0;1[\cup]1.5[1.5; \infty[
 \end{aligned}$$

Выражения (6) с учетом (7) определяют решения соответствующих экстремальных задач. Чтобы проверить, что решения (6)-(7) определяют действительно минимум Ω_1 в задаче (5), найдем вторые производные функций Лагранжа для всех пар критериев и проверим условие $\partial^2 \Lambda(\bar{\mathbf{s}}, \bar{\boldsymbol{\lambda}}) / \partial \mathbf{s}_n^2 > 0$ с учетом (6). В результате получим условия :

$$\begin{aligned}
 \text{I. Для } (\Omega_1, \Omega_2) &= \{(\mathbf{R}, \mathbf{V}), (\mathbf{W}, \mathbf{V}), (\mathbf{R}, \mathbf{T}), (\mathbf{W}, \mathbf{T})\} - \Lambda'' > 0 \text{ всегда} \\
 \text{II. Для } (\Omega_1, \Omega_2) &= \{(\mathbf{R}, \mathbf{S}), (\mathbf{W}, \mathbf{S})\} - \Lambda'' > 0 \text{ при } s_0 < f_1(\chi) = (4\chi(\chi + 1))^{\frac{2}{2\chi+1}} \\
 \text{III. Для } (\Omega_1, \Omega_2) &= \{(\mathbf{F}_{\text{тр}}, \mathbf{V}), (\mathbf{F}_{\text{тр}}, \mathbf{T})\} - \Lambda'' > 0 \text{ при } \chi > 1 \quad (8) \\
 \text{IV. Для } (\Omega_1, \Omega_2) &= \{(\mathbf{F}_{\text{тр}}, \mathbf{S})\} - \Lambda'' > 0 \text{ при } s_0 < f_2(\chi) = (4\chi(\chi - 1))^{\frac{2}{2\chi-1}} \\
 \text{V. Для } (\Omega_1, \Omega_2) &= \{(\mathbf{F}_{\text{тр}}, \mathbf{R}), (\mathbf{F}_{\text{тр}}, \mathbf{W})\} - \Lambda'' > 0 \text{ при } \chi < 1 \text{ если } s_n < f_3(\chi) = \frac{1+\chi}{1-\chi} \mathbf{m}^{-n}
 \end{aligned}$$

$$\text{при } \chi > 1 \text{ если } s_n > f_3(\chi)$$

Условия (7) и (8) непротиворечивы для случаев I, II и III. Графики функций

$f_1(x), f_2(x)$ приведены на рис.1а-б. Видно, что при малых значениях χ условия II и IV в (8) задают жесткие ограничения для площади первого сосуда ветвящейся системы. Функция $f_3(x)$ при $x > 1$ принимает отрицательные значения, поэтому условие V из (8) имеет смысл лишь при $\chi \in]0;1[$. При этом также имеем ограничение $s_0 < \frac{1+\chi}{1-\chi}$ на площадь начального участка трубопровода.

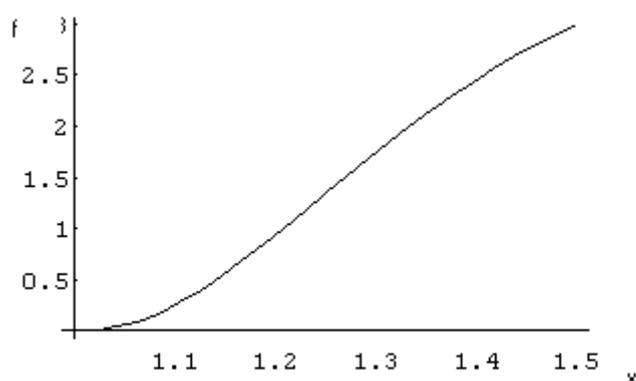


Рис.1а

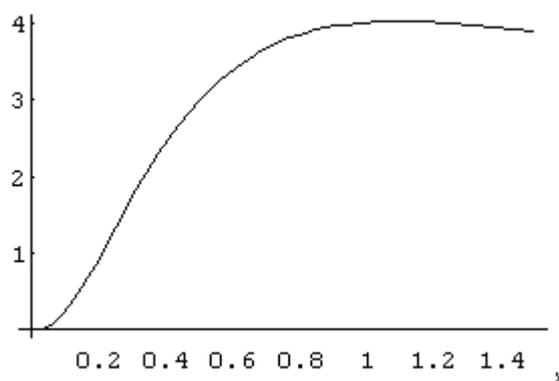


Рис.1б

На рис.2 представлены диапазоны значений χ , для которых имеется решение экстремальной задачи для выделенных критериев.

Таким образом, в диапазоне $\chi \in]0;3[$ сходятся следующие ряды из (3) :

при $\chi \in]0;1.5[$ - для **V, S, R, F**

при $\chi \in]1.5;2[$ - для **V, R, F**

при $\chi \in]2;3[$ - для **V, R**

Итак, решение экстремальной задачи (5) определяет соотношения между площадями сечений сосудов смежных порядков ветвления (6) с возможностью определения допустимых диапазонов значений величины χ , которая задает характер течения жидкости. Проверим, каким из критериев оптимальности оказываются наиболее близки соотношения s_n / s_{n+1} , полученные для ветвящихся артериальных систем [1,8] и сосудисто-волокнистых пучков листьев [6]. Результаты расчетов в сравнении с данными измерений для транспортных систем листьев с тремя типами

сосудисто-волокнистых пучков для случаев течения Пуазейля ($\chi = 2$) и задачи фильтрации ($\chi = 1$) приведены на рис.3-5 соответственно.

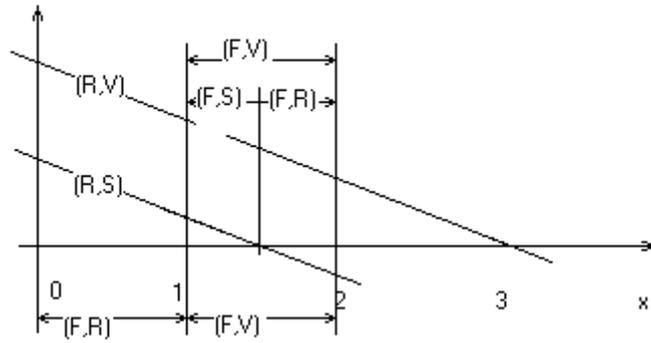


Рис.2

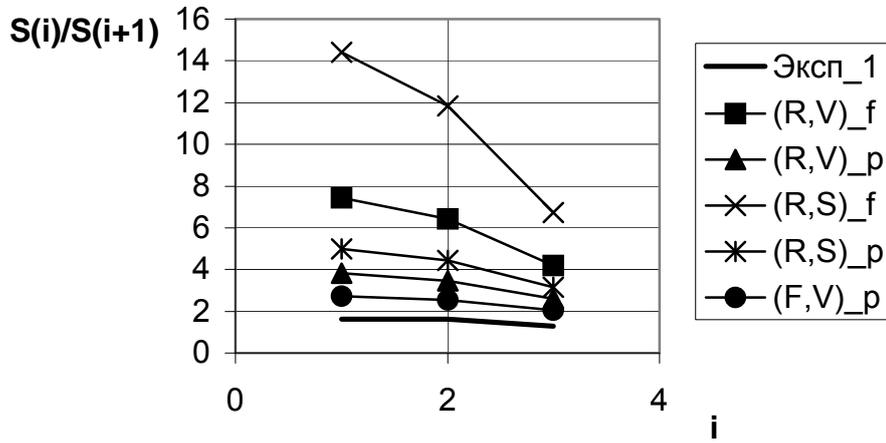


Рис.3

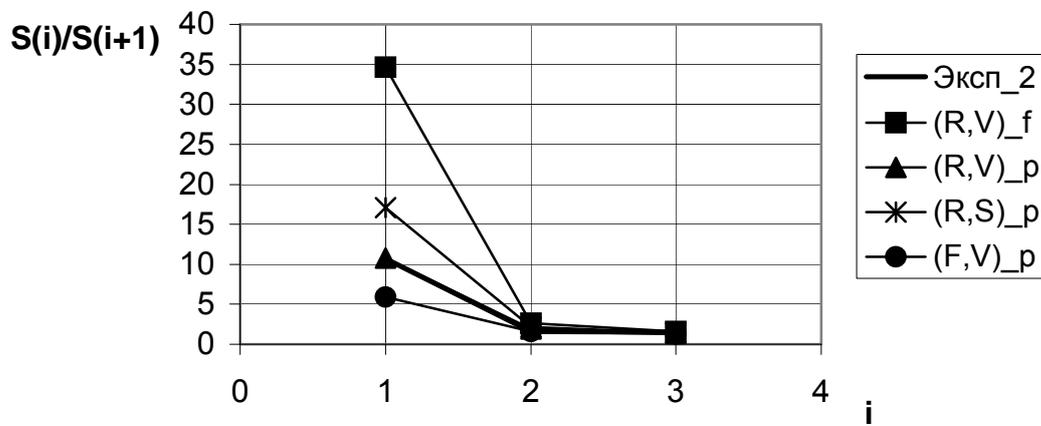


Рис.4

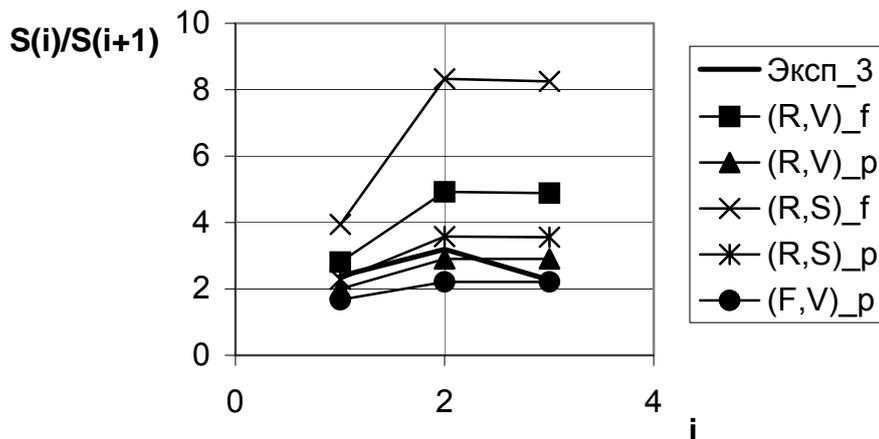


Рис.5

Листья типов I-III отличаются по форме и характеру ветвления жилок [6]. На графиках видно, что для всех типов наилучшее соответствие с результатами измерений приходится на решение оптимальной задачи для пар критериев III (6) для течения Пуазейля. Этот набор критериев определяет ветвящийся трубопровод с минимальным вязким трением F_{τ} на стенках при фиксированном объеме труб или времени движения жидкости по ним. Аналогичное решение для фильтрационного течения не согласуется с данными измерений для всех типов, кроме участков 2-го и 3-го порядков ветвления листьев типа 2. Следующим хорошим приближением является оптимальная модель, соответствующая минимальному гидравлическому сопротивлению R (или мощности W) при заданном объеме (времени) для течения Пуазейля (I (6)). Математически такой же вид зависимости площадей сечений труб соседних порядков ветвления получается и для оптимальной модели с минимальной силой трения при фиксированной площади поверхности труб (IV (6)) для течения Пуазейля. Соответствующее решение для случая фильтрационного течения сильно не согласуется с результатами измерений. Зависимости для оставшихся пар критериев приведены на рис.3-5. Таким образом, из решений (6) случаи I и III для течения Пуазейля вполне соответствуют, а случаи II и IV для фильтрационного течения совсем не соответствуют результатам измерений. Этот же вывод можно сделать для

ветвящихся артериальных систем [1,8]. Помимо этого, практически во всех случаях (6) расчеты для течения Пуазейля значительно ближе к экспериментальным данным, чем расчеты для задачи фильтрации. В силу описанных выше особенностей строения проводящих тканей листа такой вывод неясен и требует уточнений относительно механики движения жидкости по элементам ксилемы и флоэмы. Несомненно, однако, что сценарии природы в организации ветвящихся транспортных русел тканей животных и растений сходны.

Литература :

1. В.А. Мамисашвили, М.К. Бабунашвили, Критерий оптимального функционирования подсистем крупных и мелких пиальных артерий. - Физиологич. журн. СССР (1975), т.61, №10, с.1501–1506.
2. Т.В. Гендельс, Приготовление препаратов просветленных листьев для изучения их жилкования. - Ботанич.журн. (1987), т.72, №3, с.397–396.
3. В.Н. Исаков, Л.И. Висковатова, Я.Я. Лейшовник, Исследование морфологии листа древесных. - Зинатне, Рига (1984), 196 с.
4. И.Ф. Образцов, Оптимальные биомеханические системы. - Наука, Москва (1989), 234 с.
5. Ю.В. Гамалей, Флоэма листа. - Наука, Ленинград (1990), 144 с.
6. Н.Н. Кизилова, Н.А. Попова, Исследование транспортных систем листьев растений. - Проблемы бионики. – ХТУРЭ, Харьков (1999), №51. С.71-79.
7. С.D. Murray - Proc.Nat.Acad.USA. –1926, v.12. p.207-214.
8. Ф.Л. Черноусько, Оптимальная структура ветвящихся трубопроводов. - Прикл.матем. и мех., (1977), т. 41, №2, с.376–383.

Criteria of optimal performance of branching transport systems in nature, N.N.Kizilova, N.A.Popova

Analyses of optimal criteria, which can underlie the structure of the branching transport systems of plant and animal tissues are carried out. For different pairs of the criteria the solution of appropriate optimization problem is obtained and the ratios for the cross-sectional areas of the branching pipeline optimal in a sense of selected criteria are obtained. The comparison of the theoretical ratios with similar ones obtained by measurements on different types of leaves' vein bundles is conducted.

5 fig. Ref.:8 items.