

ИССЛЕДОВАНИЕ ТРАНСПОРТНЫХ СИСТЕМ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

Транспортные системы в организмах растений и животных служат для направленной доставки необходимых для жизнедеятельности веществ к каждой клетке организма и для вывода продуктов жизнедеятельности клеток. Транспортные системы у человека и многих видов животных представлены ветвящейся системой артерий, вен и лимфатических сосудов. В тканях растений вода с растворенными в ней питательными веществами из почвы движется в направлении от корней растения к листьям по сосудам ксилемы (дальний транспорт). Продукты фотосинтеза движутся в направлении от листьев к корням растения по сосудам флоэмы.

При исследовании объектов живой природы весьма плодотворным оказалось представление о том, что они в ходе эволюции оптимальным образом приспособились к условиям жизнедеятельности, поэтому особенности строения и функционирования биологических клеток, тканей, органов и систем организмов не просто обусловлены неким набором определяющих внешних и внутренних факторов, но в их структуре и работе реализованы некие критерии оптимального функционирования [1,2]. Исследование таких критериев в строении ветвящегося кровеносного русла проводилось неоднократно [3-5].

В листьях растений транспорт осуществляется по сосудам ксилемы и флоэмы, расположенным параллельно в сосудисто-волокнистых пучках (жилках), сложное строение которых хорошо заметно невооруженным глазом. Для детального изучения структуры сосудисто-волокнистого пучка проводятся микроскопические исследования тонких срезов листа, а для изучения характера жилкования вплоть до мельчайших капиллярных сосудов можно использовать специально приготовленные просветленные препараты листьев [6]. На препаратах листьев визуально и с помощью микроскопа можно выделить до 8-9 порядков ветвления жилок, но обычно их имеется 5-6 [7]. Биологи характеризуют транспортную сеть листа типом жилкования, плотностью сосудистой сети (число жилок или общая длина на единицу поверхности), иногда числом порядков ветвящейся структуры. При исследовании механики листа растения (устойчивость, прочность) важной характеристикой является угол ответвления жилок второго порядка [8]. В листьях однодольных жилки чаще всего располагаются параллельно вдоль листа (параллельный или дугообразный тип жилкования). Сосудисто-волокнистые пучки листьев двудольных устроены наиболее сложно и в литературе встречаются разные системы их классификации [7-10]. Жилки 2-3 порядков могут доходить до края

листовой пластинки практически без ветвлений, или образуя ветвления с некоторым числом поперечных соединений (анастомозов), или же, не доходя до края листа, заворачивать кверху и соединяться с вышерасположенными жилками того же порядка, образуя петлю. Причины такого разнообразия в строении сосудисто-волокнистых пучков листьев неясны, но характер ветвления по-видимому не связан с условиями произрастания растений (освещенность, влажность, особенности почвы), с геометрическими характеристиками листа и особенностями фотосинтеза [7]. В данной работе приведены некоторые результаты исследования строения и оптимальных свойств разных типов сосудисто-волокнистых пучков, свойств, связанных с минимизацией затрат на продвижение растительного сока по сосудам ксилемы и флоэмы. Поскольку параллельно проводящим сосудам в жилках расположены также волокна механической ткани, играющей важную роль в обеспечении прочности и устойчивости к механическим воздействиям, то более полное исследование причин разнообразия устройства и оптимальных свойств жилок может быть проведено при анализе как транспортных, так и армирующих свойств сосудисто-волокнистого пучка листа. Известно, например, что механические элементы растительных тканей оптимально работают при деформациях растений за счет внешних факторов (сила тяжести, ветровая нагрузка и др.) [8]. Эта задача должна составить тему отдельного исследования.

В данной работе рассматривались листья трех видов растений с разными типами сосудисто-волокнистых пучков: *Phaseolus Limensis*, *Azadirachta indica*, *Cucurbita pepo* L. (далее I, II и III типы соответственно). Листья I типа округлой формы и имеют петлевидный тип жилкования. Листья II типа сильно вытянуты, имеют одну главную жилку и петлевидный тип строения жилок 2-6 порядков. Система жилок листьев III типа образует ветвления (типа дерева) с анастомозами. Живые листья растений перечисленных типов были отсканированы планшетным сканером. Изображения обрабатывались в графическом пакете Photoshop 4.0 и для проведения измерений импортировались с учетом данных о размере объекта в пакет MapInfo 4.0. Там с помощью инструмента "Рулетка" проводились измерения длин и диаметров жилок. Высокое разрешение при сканировании (300dpi) позволяло многократно увеличивать изображение инструментом Zoom+ для геометрических измерений вплоть до жилок 5-6 порядка. На отдельном слое проводилась разметка участков ветвлений и выделение (цветом и маркерами) жилок разных порядков. Порядки ветвления определялись методом, принятым при анализе ветвлений артериальных русел [4-5]. Наиболее мелким по диаметру жилкам присваивался порядок ветвления 1. Жилке, образованной двумя жилками 1-го порядка, приписывался 2-ой порядок и т.д. При соединении жилок i -го и $i+1$ -го порядков образовавшаяся ветвь получала порядок $i+1$. При таком методе в один порядок попадают сосуды с близкими по величине диаметрами. Затем проводилось обращение нумерации, так что самые крупные

(главные) жилки листа принимали значение 1-го порядка, как это и принято в биологии. Для получения данных о суммарной длине сосудов L_i порядка i проводили три независимых измерения для каждого листа. Число сосудов одного порядка N_i подсчитывалось по результатам маркировки листа. Для каждого порядка проводились 10-15 измерений диаметров жилок и определялись средние значения диаметра D_i как среднее арифметическое полученных значений. Точность измерений составила 0,05 мм. Средняя длина l_i жилок порядка i определялась по формуле :

$$l_i = L_i / N_i$$

В таблице 1 представлены результаты измерений D_i , L_i , l_i (в мм) 1-5 порядков, осредненные по каждому из исследованных трех типов I-III сосудисто-волокнистых пучков. Средние значения наиболее верно характеризуют общие свойства ветвящихся сосудистых систем, поскольку характерные линейные размеры исследованных объектов заметно отличались (от 83,5 мм у самого маленького листа I типа до 262,4 мм у длинных листьев II типа). Средние значения линейного размера для I, II и III типов составили соответственно 97,6, 253,7 и 194,2 мм).

С целью проведения сравнительного исследования геометрических и транспортных характеристик сосудисто-волокнистых пучков разных типов по результатам измерений проведены расчеты общей площади S ($мм^2$) поперечного сечения всех жилок порядка i (Рис.1). Поскольку при транспорте растительного сока обмен между сосудами и окружающими клетками происходит через поверхность сосудов, рассчитаны значения общей площади боковой поверхности P ($мм^2$) всех жилок порядка i , рассматриваемых как круговые цилиндры с площадью основания s_i и высотой l_i (Рис.2). Поскольку сосуды флоэмы и ксилемы занимают не весь просвет жилки, на основании предположения о подобии их площадей при ветвлении действительные значения площадей сечения и боковой поверхности проводящих путей листа будут пропорциональны соответствующим значениям для всей жилки. Поскольку в дальнейших обсуждениях будут фигурировать только отношения длин и площадей, полученные значения могут использоваться без привлечения данных о значении коэффициентов подобия.

Из Рис.1-2 видно, что общая площадь просвета сосудов нарастает примерно экспоненциально. У листьев III типа значения площади для первых трех порядков ветвления имеют близкие значения за счет наличия нескольких крупных жилок 1-го порядка (лист многолопастной). Площадь поверхности сосудов одного порядка нарастает также примерно по экспоненте у листьев I и

III типов. У длинных листьев II типа этот параметр колеблется от порядка к порядку в силу большой длины сосудов 1-2 порядка.

Результаты измерений геометрических характеристик транспортных систем листьев

Таблица 1

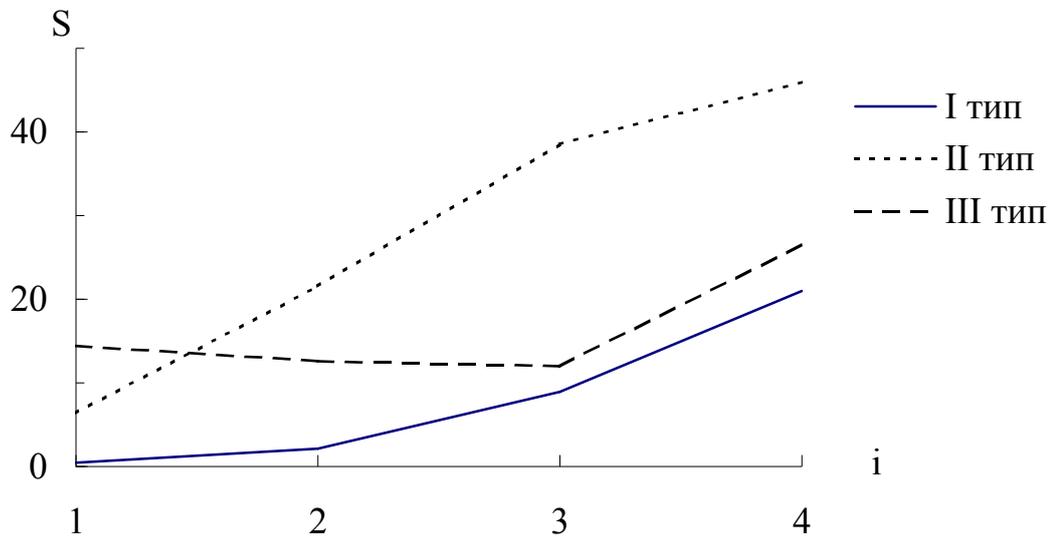
Тип листа	i	N_i	L_i	D_i	l_i
I	1	3	158,3	0,42	52,77
I	2	22,3	338,3	0,33	15,17
I	3	143	1440,4	0,26	10,07
I	4			0,23	
I	5			0,20	
II	1	1	217,0	2,78	217,0
II	2	34,67	1214,83	0,85	35,04
II	3	90,67	1345,93	0,67	14,84
II	4	143,67	1701,1	0,34	11,84
II	5	287,3	2016,83	0,48	7,02
III	1	2,67	89,97	2,63	33,70
III	2	7,33	278,9	1,45	38,05
III	3	36	822,87	0,64	22,86
III	4	176	1928,3	0,43	10,96
III	5			0,36	

Расчеты среднего числа $n(i)$ сосудов $n + 1$ порядка, отходящих от каждого сосуда порядка i по формуле

$$n(i) = N_{i+1}/N_i \quad (1)$$

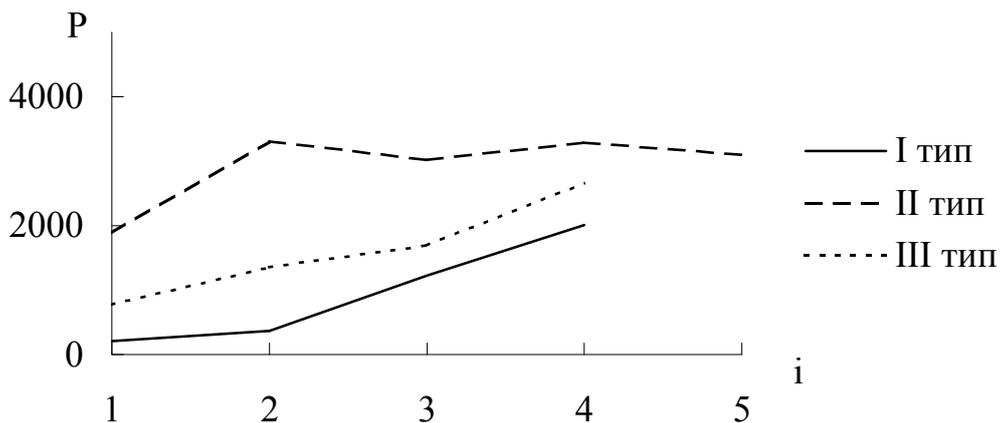
показали, что для I типа эта зависимость монотонно убывающая, для III – возрастающая, а для II ветвление практически дихотомическое, начиная с $i = 2$ (Рис.3). Внутри каждого типа соответствующие закономерности сохраняют свой характер для листьев разных размеров.

Используя результаты измерений, проверим соответствие ветвящихся транспортных систем листьев геометрическим характеристикам оптимальных ветвящихся трубопроводов, модель которых построена в [11] на основе гипотез



Зависимость общей площади поперечного сечения от порядка ветвления

Рис.1



Зависимость общей площади поверхности от порядка ветвления

Рис. 2

подобия, ограниченности объема транспортируемой жидкости и минимума гидравлического сопротивления. Для этого рассмотрим ветвящийся трубопровод, доставляющий жидкость в некоторую область плоскости G_1 . В процессе ветвлений площади и диаметры труб убывают, так что самые мелкие трубки достаточно густо и равномерно покрывают заданную область G_1 , обеспечивая доставку транспортируемой жидкости в окрестность любой точки области. Принимаются следующие основные гипотезы:

1. Трубопровод построен по иерархическому принципу: каждая труба i -го порядка разветвляется на $n(i)$ трубы $i+1$ -го порядка, $i = 1, 2, \dots, N$.

2. Все трубы i -го порядка имеют одинаковые длины l_i и площади поперечного сечения s_i .

3. Область G_i , питаемая любой трубой i -го порядка, делится при ветвлении этой трубы на $n(i)$ равные по площади симметричные области G_{i+1} , питаемые трубами $i + 1$ -го порядка, которые геометрически подобны исходной области.

4. Искомый трубопровод обладает следующим свойством оптимальности : его полное гидравлическое сопротивление минимально среди всех трубопроводов, удовлетворяющих гипотезам 1-3 и имеющих заданный объем.

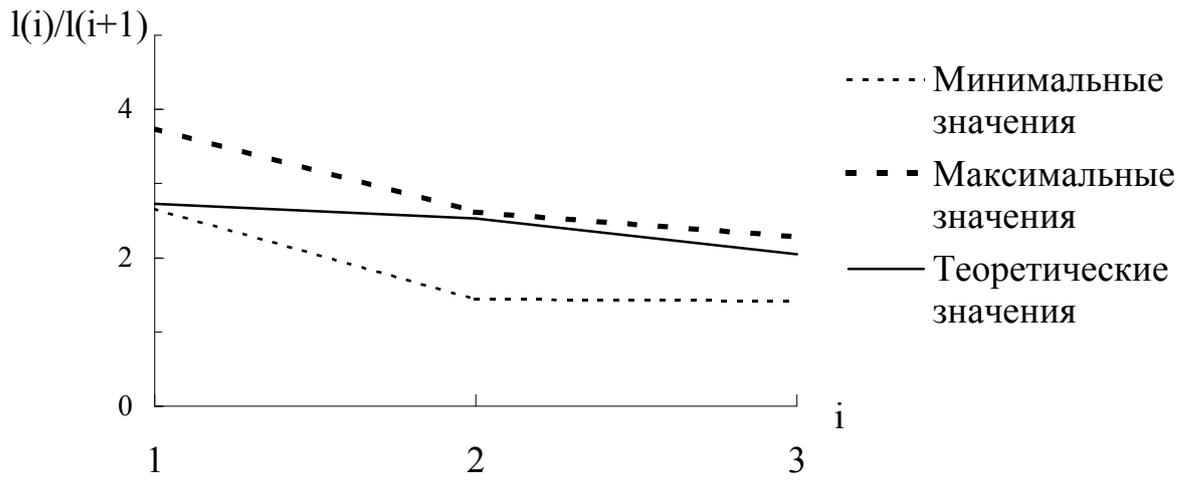


Рис. 3

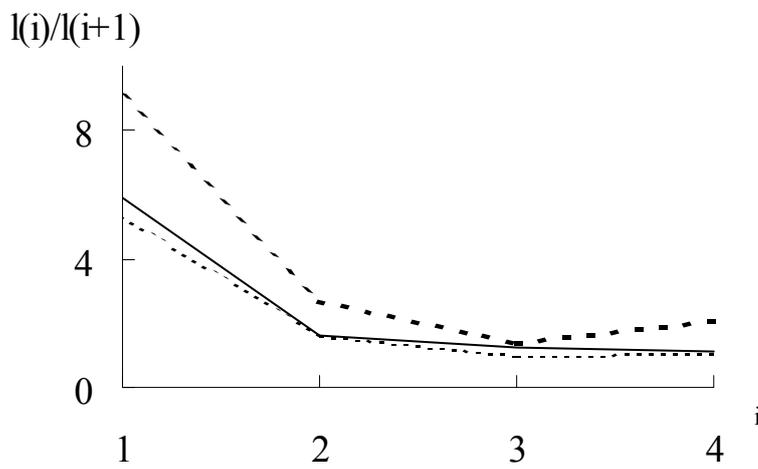
Выполнение гипотезы 3 при большом значении N обеспечивает доставку транспортируемой жидкости в заданную сколь угодно малую окрестность любой точки области G_1 . Из гипотезы 4 следует, что все трубы прямые. Было показано [11], что для плоского трубопровода отношение площадей и длин труб последовательных порядков определяется соотношениями :

$$l_i/l_{i+1} = \sqrt{n(i)}, \quad s_i/s_{i+1} = n(i)^{2/(1+r)} \quad (2)$$

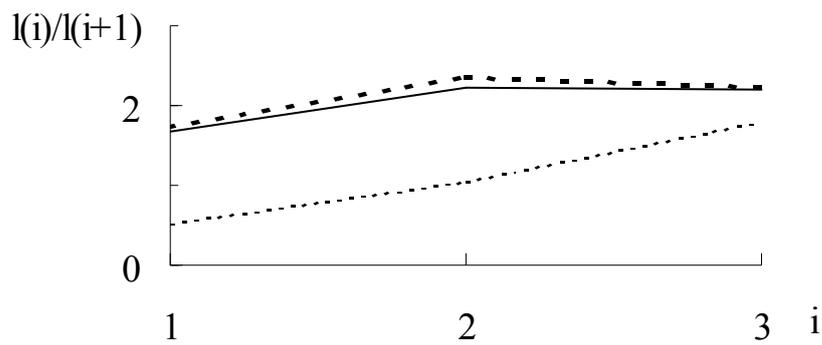
где $n(i)$ определяется по формуле (1), $r = 2$ если движение жидкости по трубопроводу можно считать пуазейлевским (объемный расход пропорционален квадрату площади сечения) и $r = 1$ если течение определяется законом фильтрации в изотропной пористой среде (расход пропорционален площади). Применение критерия (2) к геометрическим параметрам артериальной системы человека [4] позволило выявить оптимальный характер их строения и лучше понять принципы работы сосудистой системы разных



а) Сети I типа

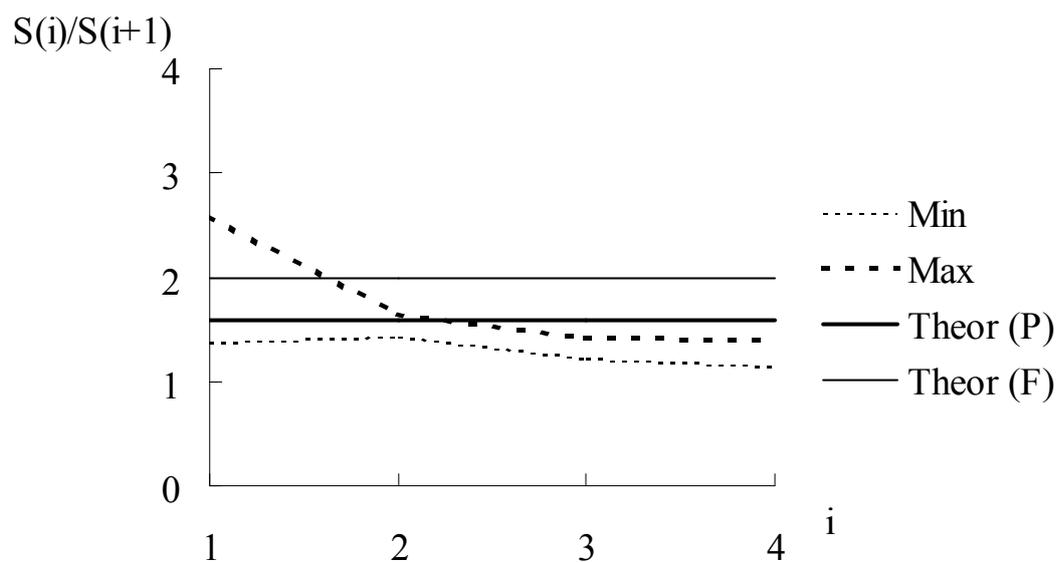


б) Сети II типа

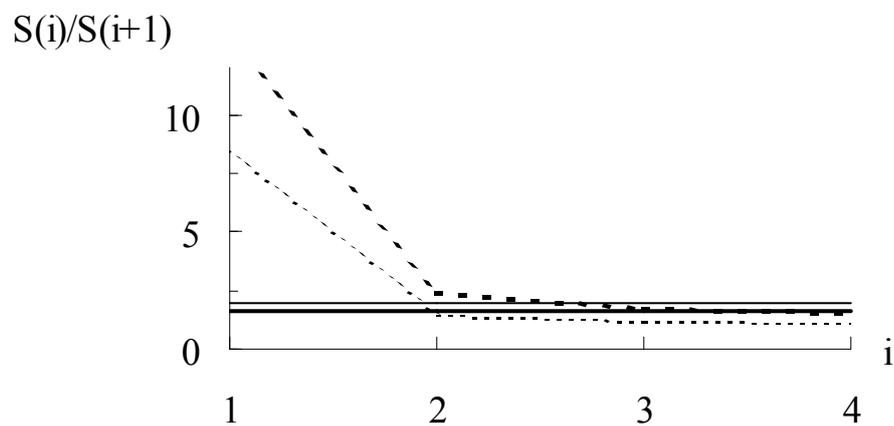


в) Сети III типа

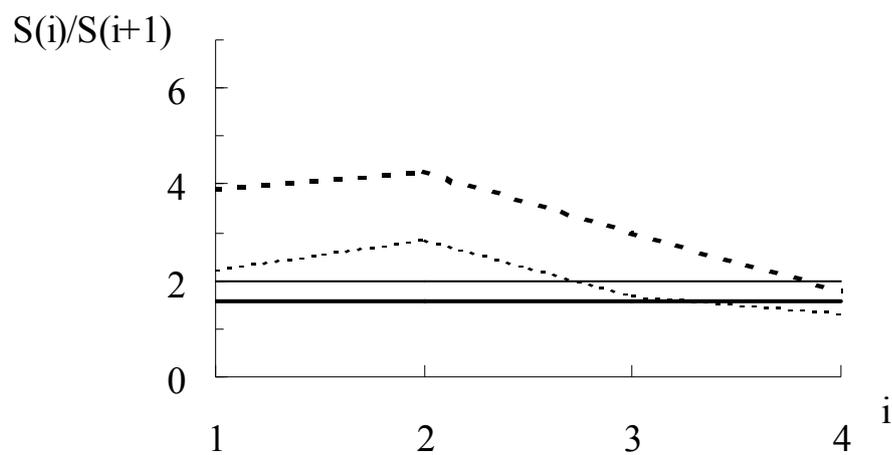
Рис. 4



а) Сети I типа



б) Сети II типа



в) Сети III типа

Рис. 5

органов. Относительно механики движения растительного сока по сосудисто-волокнутому пучку известно немного, поэтому проверим выполнение оптимального критерия (2) для случаев $r=1$, $r=2$ в предположении, что ветвящиеся трубопроводы листа являются оптимальными, обеспечивая минимальное сопротивление движению жидкости при фиксированном объеме.

Результаты сопоставления отношений средних длин l_i ветвящегося трубопровода для листьев I, II и III типов приведены на Рис.4. Видно, что теоретические значения лежат в диапазоне от минимальных до максимальных значений, полученных для листьев одного типа, но разных линейных размеров.

На Рис.5 прерывистыми линиями изображены нижняя и верхняя границы диапазона отношений средних площадей жилок (квадратов средних диаметров) для типов I-III. Непрерывные линии соответствуют расчетам по модели оптимального трубопровода при фильтрационном (F) и пуазейлевском (P) течениях. Видно, что для сосудисто-волокунистых пучков I типа результаты измерений ближе к значениям, рассчитанным для течения Пуазейля, чем к значениям, соответствующим фильтрационному течению. Для II типа обе теоретические кривые отражают реальное строение трубопровода листа, начиная со второго порядка ветвления. Жилки первого порядка не описываются моделью оптимального трубопровода, поскольку их размеры больше связаны с геометрией самого листа. Для листьев III типа строение жилок соответствует обоим моделям, начиная с 3-го порядка ветвления.

Таким образом, результаты измерений позволили выявить различия геометрических и транспортных характеристик сосудисто-волокунистых пучков разных типов, а также показали, что проводящие системы листьев сконструированы природой в согласовании с моделью оптимального ветвящегося трубопровода, обеспечивающего при фиксированном объеме труб минимум сопротивления движению жидкости. Морфологически проводящие пути растений отличаются от кровеносных сосудов, поскольку представляют собой совокупность параллельно расположенных капиллярных трубок с шероховатыми поверхностями, пронизанными многочисленными порами. Тем не менее результаты наших измерений и расчетов в сравнении с аналогичными данными для артериальных, капиллярных и лимфатических ветвящихся русел показывают, что законы оптимального строения транспортных систем растений и животных, видимо, едины. Дальнейшие уточнения модели могут быть проведены с учетом данных о гидродинамике ксилемных и флоэмных потоков, а также с данными об армирующих свойствах сосудисто-волокунистых пучков разных типов, что требует решения соответствующих задач устойчивости тонких оболочек.

Список литературы : 1. Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 226 с. 2. Образцов И.Ф. Оптимальные биомеханические системы. М.: Наука, 1989. 234 с. 3. La Barbera M. Principles of design of fluid transport systems in zoology //

Science. 1990. V.249. P.992–1000. 4. Мамисашвили В.А., Бабунашвили М.К. Критерий оптимального функционирования подсистем крупных и мелких пиальных артерий // Физиол. журн. СССР. 1975. Т.61, №10. С.1501–1506. 5. Singnal S., Henderson R. Morphometry of the human pulmonary arterial tree // Circulation Res.. 1973. V.33, №2. P.190–197. 6. Гендельс Т.В. Приготовление препаратов просветленных листьев для изучения их жилкования // Ботанич.журн. 1987. Т.72, №3. С.397–396. 7. Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л.: Наука, 1990. 144 с. 8. Раздорский В.Ф. Архитектоника растений. М.: Советская наука, 1955. 432 с. 9. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. М.: Изд-во МГУ, 1988. 207 с. 10. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с. 11. Черноусько Ф.Л. Оптимальная структура ветвящихся трубопроводов // Прикл.матем. и мех. 1977. Т. 41, №2. С.376–383.

UDC 519.812.3:581.454

INVESTIGATION OF THE TRANSPORT SYSTEMS OF PLANT LEAVES

/ N.N.Kizilova, N.A.Popova // Problems of bionics. 1998. № . P.

The results of geometric measurements of vein patterns on plant leaves with different shape, size and venation type are represented. The obtained results are compared to the theoretical parameters of the model of optimal branching pipelines. Is shown, that venation systems are in a very good agreement with a model of the optimal pipeline providing the minimum total flow resistance for a given volume of the transport system.

1 tab. 9 fig. Ref.: 11 items.