

УДК 532.54

ГИДРАВЛИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВЕТВЯЩИХСЯ ТРУБОПРОВОДОВ С ПРОНИЦАЕМЫМИ СТЕНКАМИ

Н. Н. КИЗИЛОВА

Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, Харьков

Получено 03.06.2002 ◊ Пересмотрено 16.01.2003

Исследуется стационарное течение вязкой несжимаемой жидкости по цилиндрической трубке с недеформируемыми пористыми стенками в применении к течению растительного сока по проводящей системе листьев растений. По мере движения жидкость фильтруется через стенку в окружающую среду, в которой поддерживается постоянное давление. Отток состоит из двух компонент: зависящей и независящей от давления в трубке (пассивный и активный транспорт соответственно). Проведен анализ полного гидравлического сопротивления системы и неоднородности оттока жидкости. Для ряда граничных условий исследованы параметры оптимальной трубки, которая производит доставку жидкости с минимальными затратами. Показано, что при различных условиях оттока решение оптимизационной задачи для трубок с проницаемыми и непроницаемыми стенками приводит к сходным соотношениям, и различные гидромеханические факторы могут лежать в основе соответствия структуры систем дальнего транспорта жидкости в растительных и животных тканях.

Досліджується стаціонарна течія в'язкої нестисливої рідини по циліндричній трубці з пористою стінкою, яка не деформується, у застосуванні до течії рослинного соку по провідній системі листків рослин. Під час руху рідини фільтрується крізь стінку у зовнішнє середовище, де підтримується постійний тиск. Стік складається з двох частин: залежної та незалежної від тиску у трубці (пасивний та активний транспорт відповідно). Проведено аналіз повного гідрравлічного опору системи та неоднорідності стоку рідини. Для ряду граничних умов досліджені параметри оптимальної трубки, яка забезпечує доставку рідини з мінімальними витратами. Показано, що для різних умов стоку рішення оптимізаційної задачі для трубок з проницаємими та непроницаємими стінками призводить до подібних співвідношень, тому різні гідромеханічні фактори можуть лежати в основі подібності структури систем транспорту рідини в рослинних та тваринних тканинах.

Stationary motion of a viscous incompressible liquid through a cylindrical tube with rigid permeable as applied to sap flow through conducting system of plant leaves is investigated. As the liquid moves it is filtered through the wall in the surrounding medium where a constant pressure is supported. The outflow consists of two components - dependent and independent from pressure in a tube (passive and active transport respectively). The analysis of full hydraulic resistance of system and nonuniformity of outflow of the liquid is carried out. For a number of boundary conditions parameters of an optimum tube providing delivery of the liquid at minimal costs are investigated. It is shown, that solutions of the optimal problem for the tubes with permeable and nonpermeable walls lead to similar relations and various hydromechanical factors may underlie similarity of structures of long-range water transport systems in plant and animal tissues.

ВВЕДЕНИЕ

Гидродинамические явления играют важную роль в дальнем транспорте жидкости у растений и животных. Доставляемая жидкость перемещается по специализированным проводящим системам, состоящим из тонких длинных трубок, которые образуют ветвящиеся трубопроводы. Структура трубопроводов обеспечивает равномерную доставку жидкости к распределенной системе потребителей (клеток). Для описания геометрии проводящих систем вводится нумерация порядков ветвления; при этом считается, что трубки $i+1$ -го порядка при соединении образуют трубку i -го порядка, так что максимальный номер порядка ветвления n_{max} соответствует самым тонким трубкам, а начальная трубка имеет порядок $i = 1$ [1, 2]. По мере увеличения номера порядка радиусы R_i и длины L_i проводящих элементов последовательно уменьшаются. Движение жидкости происходит за счет разницы давлений на входе в си-

стему и на выходе из нее, в конечных сечениях трубок последнего порядка ветвления. Детальные исследования препаратов артериальных и венозных русел показали, что между длинами и диаметрами сосудов последовательных порядков существуют определенные соотношения [3–7]. Так, при ветвлении сосуда с радиусом R_i на два дочерних $R_{i+1,1}, R_{i+1,2}$ (дихотомическое ветвление) выполняется условие $R_i^\gamma = R_{i+1,1}^\gamma + R_{i+1,2}^\gamma$ (закон Мюррея). Для средних и малых кровеносных сосудов, течение в которых близко к ламинарному, $\gamma = 3$, для крупных артерий $\gamma = 2.3 \div 2.7$ [5–8]. В случае симметричного ветвления $R_{i+1,1} = R_{i+1,2} = R_{i+1}$ из закона Мюррея следует $R_{i+1} = 2^{-1/3} R_i$, так что для симметричного дихотомически ветвящегося трубопровода $R_i = 2^{-(i-1)/3} R_1$. Это соотношение было положено в основу исторически первой модели ветвящегося артериального русла (Т. Юнг, 1809г.) [1]. Специальные измерения на препаратах показали, что чем выше положение особи на эволюционной шкале, тем ближе показатель закона Мюррея к значению $\gamma = 3$ [7].

Для длин проводящих элементов результаты измерений приводят к зависимости $L_i = aR_i^b$, где $b = 0.86 \div 1.03$, откуда для симметричных русел следует $L_{i+1} = 2^{-b/3}L_i = 2^{-b(i-1)/3}L_1$ [8, 9]. Поскольку b близко к единице, то указанные соотношения лежат в основе моделирования артериальных русел как самоподобных (фрактальных) систем, произвольная часть которых, начиная с некоторого элемента j -го порядка ветвления, подобна исходному руслу [10].

Особенности геометрии артериальных русел отвечают ряду простых принципов, связанных с моделью оптимального трубопровода, который обеспечивает доставку жидкости с минимальными затратами энергии в единицу времени [11]:

$$W = \int_V \Theta dV \rightarrow \min, \quad V = \text{const}, \quad (1)$$

где V – полный объем трубопровода; Θ – диссипация. Решение экстремальной задачи (1) с ограничением в виде равенства позволяет определить параметры оптимального трубопровода для разных режимов течения [3, 5, 7, 11, 12]. Для пуазейлевского течения вязкой несжимаемой жидкости по недеформируемой трубке кругового сечения с радиусом R и длиной L имеем $W = Q^2 Z$, где $Z_p = (8\mu L)/(\pi R^4)$ – пуазейлевское сопротивление трубки; $V = \pi R^2 L$; μ – вязкость жидкости; Q – объемный расход. При течении с заданным расходом выражение (1) эквивалентно условию $Z \rightarrow \min$. Находя минимум функции $W(R)$ из условий $W'_R = 0$, $W''_R > 0$, получаем, что в оптимальной трубке $Q = \beta R^3$, где $\beta = \sqrt{(\pi^2 \theta)/(16\mu)}$. Отсюда следует, что для дихотомического ветвления, образованного трубками с радиусами $R_i, R_{i+1,1}, R_{i+1,2}$, каждая из которых оптимальна в смысле критерия (1), а в месте ветвления выполняется условие непрерывности расхода $Q_i = Q_{i+1,1} + Q_{i+1,2}$, будет верен закон Мюррея с $\gamma = 3$ в случае если $\theta, \mu = \text{const}$. Модель оптимального в смысле критерия (1) трубопровода с произвольным числом порядков ветвления исследовалась для пуазейлевского течения ньютоновской жидкости в трубках с недеформируемыми стенками [12], для течения неньютоновской жидкости с учетом эффекта Фареуса в малых артериях [13], для развитого турбулентного течения в крупных кровеносных сосудах [14], для нестационарного течения крови в средних и малых сосудах [9] и для стационарного течения в трубках из активного биологического материала [15]. Аналогичные (1) оптимизационные задачи возникают и в связи с техническими приложениями при расчетах оро-

сительных и дренажных систем, в частности, при определении оптимальных геометрических параметров каналов с переменным расходом (открытые русла) и дренажей [12, 16].

В процессе формирования оптимальных артериальных русел в биологических тканях принимает участие система обратных связей, основанная на работе механорецепторов кровеносных сосудов, которые позволяют поддерживать среднее напряжение сдвига на стенке в строго определенном диапазоне значений [5, 6]. При пуазейлевском течении напряжение на стенке трубки $\tau_w = 4Q/(\pi R^3)$, поэтому для сосуда, в котором за счет регуляторных процессов поддерживается $\tau_w = \text{const}$, выполняется соотношение $Q/R^3 = \text{const}$, соответствующее оптимальной трубке. Поскольку развитие артериального русла в растущем органе протекает последовательно, в направлении возрастания номера порядка ветвления, то обратная связь посредством работы механорецепторов обеспечивает условие локальной оптимальности, которое для стационарных течений при малых числах Рейнольдса совпадает с условием (1) глобальной оптимальности транспортной системы в целом [3, 9, 12].

Проводящая система листа растения также представляет собой ветвящееся транспортное русло, закономерности строения которого аналогичны закономерностям, обнаруженным в артериальных системах животных [17]. В отличие от артерий, при ветвлении проводящих элементов листа растения от элемента i -го порядка отходят как элементы $i+1$ -го порядка, так и всех последующих порядков вплоть до последнего (обычно $i=5 \dots 9$). Эти ветвления расположены вдоль боковой поверхности элемента и обеспечивают массообмен с тканями листа, который происходит во всех трубках, начиная с $i=1$ (рис. 1). В артериальных руслах стенки сосудов непроницаемые, а массообмен возможен лишь в элементах последнего порядка (обычно $i=15 \dots 25$). Отток в боковые ответвления протекает у растений не только пассивно, за счет разницы гидростатических давлений в проводящих элементах и окружающих тканях, но и активно, за счет внутриклеточных механизмов транспорта жидкости через специальную систему пор. Проводящие элементы представляют собой недеформируемые трубки, образованные клеточными стенками, лишенными клеточного содержимого, поэтому сдвиговые напряжения, как и другие физические параметры, связанные с течением жидкости, не могут регистрироваться непосредственно в проводящих элементах. В силу этого причины сходства принципов организации

систем дальнего транспорта жидкости у растений и животных [18], а также механизмы формирования проводящих систем, соответствующих модели оптимального трубопровода, остаются неизвестными. Помимо этого, статистические распределения отношений R_{i+1}/R_i и $\{N_k\}_{k=i+1}^{n_{max}}$ (здесь N_k – число проводящих элементов, которые отходят от сосуда порядка k), идентичны для проводящих элементов листьев разных типов и для притоков речных систем [19]. Руслу рек деформируются, и их формирование связано с процессами перемещения наносов и изменения шероховатости дна за счет гидродинамических факторов [20]. Интенсивные исследования последних лет показывают, что именно эти факторы лежат в основе формирования речных систем, соответствующих модели оптимального транспортного русла, отвечающего критерию (1) и ряду модифицированных критериев, определяющих минимальную общую диссипацию в речной системе [21–23].

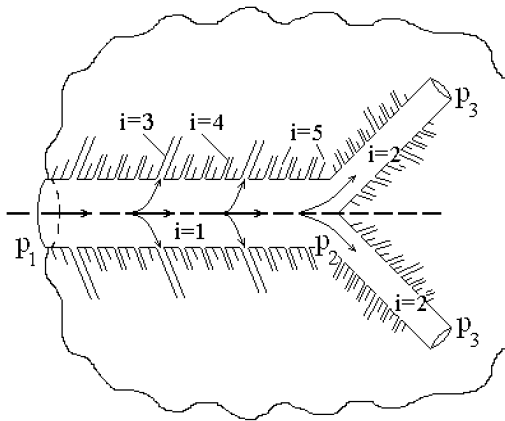


Рис. 1. Схема строения одиночного дихотомического ветвления проводящей системы листа; p_{1-3} – гидростатические давления в соответствующих сечениях трубок, i – номера порядков ветвления

Идентичность геометрических параметров транспортных русел, движение жидкости в которых описывается на основе разных физических моделей, связывают с определяющим влиянием гидромеханических факторов на формирование ветвящегося русла. Эта гипотеза была всесторонне исследована в применении к артериальным системам [3, 5–9, 11–15] и бассейнам рек [19, 21–23], однако практически не рассматривалась для проводящих систем растений. В настоящей работе исследуется влияние особенностей течения жидкости в трубке с проницаемыми стенками в применении к движению жидкости по проводящей системе листьев ра-

стений, а также решается оптимизационная задача (1). При этом отток из трубки i -го порядка во все ответвления порядка $j > i + 1$ рассматривается как фильтрация через пористую стенку трубки порядка i , а все элементы одного порядка ветвления имеют одинаковые длины и радиусы. Подобный подход используется в гидромеханике при моделировании течения в аорте и несимметричных артериальных руслах [1].

1. ТЕЧЕНИЕ В ЦИЛИНДРИЧЕСКОЙ ТРУБЕ

Используя характерные значения плотности $\rho \cong 1.01 - 1.5 \text{ кг/м}^3$, вязкости $\mu = (1.01 - 1.4) \cdot 10^3 \text{ Па}\cdot\text{с}$ и средней скорости движения $V^* \sim 10^{-5} - 10^{-4} \text{ м/с}$ жидкостей, движущихся по транспортной системе растений, продольных $L \sim 10^{-2} - 10^{-1} \text{ м}$ и поперечных $R \sim 10^{-4} - 10^{-3} \text{ м}$ размеров проводящих элементов [2], получим оценки для числа Рейнольдса $Re \sim 10^{-3} - 10^{-1}$ и относительного размера элементов $R/L \sim 10^{-3} - 10^{-1}$. Экспериментальные измерения показали, что в диапазоне физиологических значений объемного расхода гидравлическое сопротивление выделенных из ткани проводящих элементов растений соответствует пуазейлевскому Z_p [24]. Моделируя проводящие элементы трубками кругового сечения с пористой поверхностью, рассмотрим установившееся осесимметричное течение ($\vec{v} = (V_r, 0, V_x)$) в отдельной трубке, с которой свяжем цилиндрическую систему координат. Жидкость движется за счет разницы давлений на концах трубки $p_1 \neq p_2$ и оттекает через стенку трубы в окружающую среду, в которой поддерживается постоянное давление p^* (рис. 2), причем скорость оттока мала $w/U \ll 1$, где $U = Q/(\pi R^2)$ – средняя скорость во входном сечении. Скорость оттока представим в виде двух слагаемых, одно из которых не зависит от давления (активный транспорт), а другое линейно зависит от разности давлений в трубке и в окружающей среде [25]. В случае стационарного течения вязкой несжимаемой жидкости в длинной тонкой трубке ($R/L \ll 1$) кругового сечения с проницаемыми стенками при $Re \ll 1$ уравнения Стокса и граничные условия имеют вид:

$$\frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} (r V_r) + \frac{\partial V_x}{\partial x} = 0, \quad (2)$$

$$\frac{dp}{dx} = \mu \left(\frac{\partial^2 V_x}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial V_x}{\partial r} \right),$$

$$V_x|_{r=R} = 0, \quad \frac{\partial V_x}{\partial r}|_{r=0} = 0, \quad (3)$$

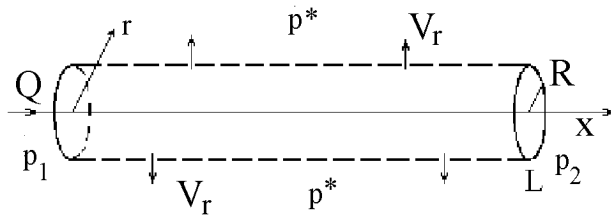


Рис. 2. Цилиндрический проводящий элемент с пористой поверхностью

$$\begin{aligned} V_r|_{r=0} = 0, \quad V_r|_{r=R} = w(x) + k(p(x) - p^*), \\ p|_{x=0} = p_1, \quad p|_{x=L} = p_2, \end{aligned} \quad (4)$$

где $p(x)$ – давление в трубке; k – проницаемость стенки трубки. Интегрируя уравнения (2) с учетом условий (3), получаем:

$$V_x = -\frac{1}{4\mu} \frac{dp}{dx} (R^2 - r^2), \quad (5)$$

$$V_r = \frac{1}{16\mu} \frac{d^2p}{dx^2} (2R^2r - r^3). \quad (6)$$

Полагая в выражении (6) $r = R$ и используя условия (3), находим уравнение для определения давления:

$$\frac{d^2p}{dx^2} = \frac{16\mu w(x)}{R^3} + \nu^2 (p - p^*), \quad (7)$$

где $\nu = \sqrt{16k\mu/R^3}$. Решая последнее уравнение с граничными условиями (4) для произвольной функции $w(x)$, с учетом (5)–(6) получаем:

$$\begin{aligned} p(x) &= p^* + \delta_1 \operatorname{ch}(\nu x) + \frac{\nu}{2k} \zeta(x, \nu) + B \operatorname{sh}(\nu x), \\ V_r(r, x) &= \frac{\nu^2}{16\mu} (2R^2r - r^3) \left(\delta_1 \operatorname{ch}(\nu x) + \right. \\ &\quad \left. + B \operatorname{sh}(\nu x) + \frac{\nu}{2k} \zeta(x, \nu) + \frac{w(x)}{k} \right), \\ V_x(r, x) &= \frac{\nu}{4\mu} (r^2 - R^2) \left(\delta_1 \operatorname{sh}(\nu x) + \right. \\ &\quad \left. + B \operatorname{ch}(\nu x) + \frac{1}{2k} \zeta'_x(x, \nu) \right), \end{aligned} \quad (8)$$

где $\zeta(x, \nu) = e^{\nu x} \int_0^x e^{-\nu \zeta} w(\zeta) d\zeta - e^{-\nu x} \int_0^x e^{\nu \zeta} w(\zeta) d\zeta$,

$$B = \left(\delta_2 - \frac{\nu}{2k} \zeta(L, \nu) \right) (\operatorname{sh}(\nu L))^{-1} - \delta_1 \operatorname{cth}(\nu L),$$

$$\delta_1 = p_1 - p^*, \quad \delta_2 = p_2 - p^*.$$

Решение задачи (2)–(4) исследовалось при $k = 0$, $w = \text{const} > 0$, $w(x) = a(1 - x/L)$ [25], при $k \neq 0$ в случае малого и сильного отсоса (вдува) для течений в трубах технических устройств [26]. Массообмен через проницаемую стенку позволяет изменять коэффициент сопротивления устройства, управлять пограничным слоем, интенсифицировать теплоотдачу и скорость физико-химических превращений на рабочих поверхностях. В применении к биологическим транспортным системам задача (2)–(4) появляется в новом аспекте. Приняв во внимание, что для систем дальнего транспорта жидкости у живых организмов важными факторами являются сопротивление движению и равномерное распределение доставляемой жидкости между клетками ткани (органа) [2, 6, 7, 12], рассчитаем гидравлическое сопротивление Z трубки и безразмерный параметр ξ , характеризующий неоднородность поступления жидкости в окружающую среду за счет неравномерного оттока через стенку, по формулам:

$$\begin{aligned} Z &= \frac{p_1 - p_2}{Q}, \quad \xi = \frac{V_r(R, 0) - V_r(R, L)}{\langle V_r \rangle}, \\ Q &= 2\pi \int_0^R r V_x(r, 0) dr, \quad \langle V_r \rangle = \frac{1}{L} \int_0^L V_r(R, x) dx, \end{aligned} \quad (9)$$

где Q – объемный расход в начальном сечении; $\langle V_r \rangle$ – средняя по трубке скорость оттока через стенку.

В технической литературе вместо сопротивления Z обычно используется коэффициент гидравлического сопротивления $\lambda_c = 4R(p_1 - p_2)/(\rho L U^2)$ [16, 20], величина которого определяется геометрией сечения и режимом течения. В литературе, посвященной гидромеханике кровообращения и моделированию транспорта жидкости у растений, обычно используются гидравлическое сопротивление Z или проводимость $Y = Z^{-1}$ [1, 3, 5–7, 10–13, 15–18]. Эти величины представляются более удобными в силу механо-электрических аналогий при аналоговом моделировании артериальных русел, а также для интерпретации измеряемых гемодинамических параметров [1]. Кроме того, в Z явным образом входят геометрические параметры трубки, что позволяет решать оптимизационную задачу (1).

Рассмотрим случай, когда вся поступающая в трубку жидкость по мере движения фильтруется через стенку, так что трубка не заустевает и $Q = \Phi$, где $\Phi = 2\pi R L \langle V_r \rangle$ – суммарный поток жидкости через стенку. Тогда из соотношений (8)–(9)

получим:

$$Z = Z_p \Psi,$$

$$\Psi = \frac{\text{th}(\nu L)}{\nu L} - \frac{\zeta(L)}{2\nu L^2 \left(k\delta_1 \frac{\text{sh}(\nu L)}{\nu L} + \frac{1}{L} \int_0^L w(x) \text{ch}(\nu(x-L)) dx \right)}.$$

При этом коэффициент гидравлического сопротивления трубки имеет аналогичный вид $\lambda_c = \lambda_0 \Psi$, где $\lambda_0 = 64/Re$. При $w = 0$, $k \rightarrow 0$ из выражения (10) получим $Z = Z_p$. При $w = 0$ $Z = Z(\nu L)$ — монотонно убывающая функция и $Z \leq Z_p$.

Параметры Ψ, ξ зависят от вида функции $w(x)$. Измерение скоростей оттока в многочисленных боковые ответвления проводящего элемента как для артерий, так и для проводящих путей растений представляет технически сложную задачу. В последнее время появились первые экспериментальные данные о расходных характеристиках отдельных крупных сосудов, выделенных из листьев растений [24]. Чаще всего используются косвенные оценки бокового оттока путем наблюдения за скоростью распространения красителя по ответвлениям проводящего пучка листа [27]. При этом для описания бокового оттока используются различные аппроксимации $w(x)$ степенными и экспоненциально убывающими функциями, выбор которых определяется на основе количественных данных о плотностях $\{N_k/L_i\}_{k=i+1}^{n_{max}}$ распределения ответвлений разных порядков $k > i$ вдоль поверхности проводящего элемента с номером i [1, 28]. Детальные данные такого рода для листьев разных типов представлены в [19, 29]. По мере ветвления сосудистого пучка листа от него отходят все более тонкие элементы, так что отток через стенку трубки убывает с ростом x по мере продвижения жидкости. Основываясь на аппроксимациях распределений, приведенных в [19, 29], в качестве граничных условий для V_r рассмотрим следующие случаи:

$$I. \quad w(x) = w^* = \text{const} > 0,$$

$$II. \quad w(x) = a(1 - x/L),$$

$$III. \quad w(x) = be^{-\lambda x}.$$

Для исследования влияния геометрии на параметры Ψ, ξ трубки выберем постоянные a, b, c так, чтобы суммарный поток Φ в случаях I-III был одинаковым. Тогда для параметров в соотношениях (11) имеем $a = w^*/a^\circ$, $b = w^*/b^\circ$, где

$a^\circ = 1 + (1 - \text{ch}(l))/(\text{lsh}(l))$; $b^\circ = (e^{-l\eta}(\text{sh}(l) + \eta \text{ch}(l)) - \eta)/((1 - \eta^2)\text{sh}(l))$; $l = \nu L$; $\eta = \lambda/\nu$. При этом получим следующие выражения для величин Ψ и ξ :

$$I. \Psi^{(1)} = \frac{\text{th}(l)}{l} - \frac{F(l)}{1 + \chi^{(1)}}, \quad \xi^{(1)} = l^2 f(l),$$

$$II. \Psi^{(2)} = \frac{\text{th}(l)}{l} - \frac{1 - \text{sh}(l)}{(1 - \text{ch}(l) + \text{lsh}(l)(1 + \chi^{(2)}))l},$$

$$\xi^{(2)} = \frac{A_1}{2l(1 + \chi^{(2)})\text{sh}(l) + l^2 - 2\text{ch}(l) + 2},$$

$$III. \Psi^{(3)} = \frac{\text{th}(l)}{l} - \frac{(1 - \eta^2)(\text{ch}(l) - 1)e^{-l\eta}}{A_2},$$

$$\xi^{(3)} = \frac{A_3}{(1 + \chi^{(3)})(\eta \text{ch}(l) - \text{sh}(l) - \eta e^{-\eta l})\text{sh}(l)}.$$

$$A_1 = 2l^2(1 + \chi^{(2)})(\text{ch}(l) - 1) + \text{lsh}(l)(2 + l^2) + 2l^2 \text{ch}(l),$$

$$A_2 = \chi^{(3)} \text{lsh}(l)(1 - \eta^2) + \eta l e^{-l\eta}(\text{sh}(l) + l \text{ch}(l)),$$

$$A_3 = l((1 + \chi^{(3)})(\text{ch}(l) - 1)(\eta \text{ch}(l) - \text{sh}(l)) + \eta \text{ch}(l)(\eta \text{sh}(l) - \text{ch}(l) + 1) + A_4 e^{-\eta l}),$$

$$A_4 = (1 + \chi^{(3)})(1 - \text{ch}(l))\eta + \eta \text{ch}(l) - \eta \text{ch}^2(l)(1 + \eta),$$

где $F(x) = (\text{ch}(x) - 1)/(x \cdot \text{sh}(x))$; $\chi = k\delta_1/w(0)$ — отношение скоростей пассивного и активного транспорта в начальном сечении трубки; $\chi^{(1)} = k\delta_1/w^*$, $\chi^{(2)} = \chi^{(1)}a^\circ$; $\chi^{(3)} = \chi^{(1)}b^\circ$.

Результаты расчетов $\Psi^{(1-3)}(l)$ и $\xi^{(1-3)}(l)$ по выражениям (12) для ряда значений η, χ приведены на рис. 3, 4 соответственно. В случае $\chi = \infty$ (активный транспорт отсутствует) зависимости $\Psi^{(1-3)}(l)$ и $\xi^{(1-3)}(l)$ совпадают (кривые 1 на рис. 3, 4). При этом сопротивление $Z = \Psi Z^p$ максимально и при $l = 0$ соответствует пуазейлевскому ($\Psi = 1$), а неоднородность оттока минимальна и $\xi^{(j)} = 0$ при $l = 0$. При $l \rightarrow 0$ получим $Z^{(1)} = Z/2$, $Z^{(2)} = Z/3$, $Z^{(3)} = Z/\eta^2$. Неоднородность оттока $\xi^{(3)}(l)$ слабо зависит от $\chi^{(2)}$. При $\eta < 1$ $\xi^{(3)} < \xi^{(2)}$, а при $\eta > 1$ соотношение между $\xi^{(2)}$ и $\xi^{(3)}$ зависит от l и при достаточно больших η $\xi^{(3)} > \xi^{(2)}$. С увеличением η сопротивление трубки уменьшается, а неоднородность оттока жидкости через стенку растет. С увеличением доли активного транспорта (с ростом $\chi^{(j)}$) сопротивление монотонно убывает для всех граничных условий (11), достигая в каждом случае минимального значения при $\chi^{(j)} = 0$ (чисто активный транспорт, $k = 0$). Таким образом, при одинаковом суммарном оттоке Φ гидрав-

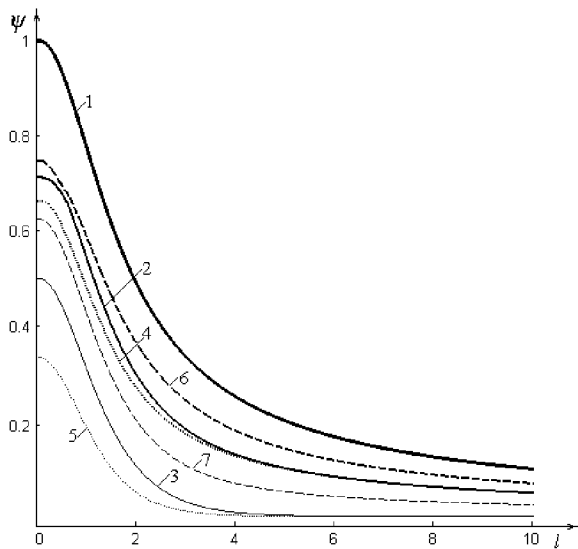


Рис. 3. Зависимости $\Psi^{(1)}(l)$ при $\chi^{(1)} = \infty, 1, 0$ (кривые 1–3 соответственно); $\Psi^{(2)}(l)$ при $\chi^{(2)} = 1, 0$ (кривые 4–5), $\Psi^{(3)}(l)$ при $\eta = 0.5, \chi^{(3)} = 1, 0$ (кривые 6–7)

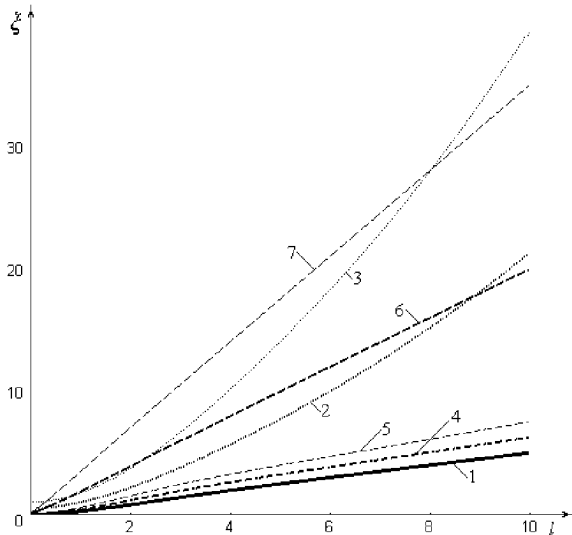


Рис. 4. Зависимости $\xi^{(1)}(l)$ (кривая 1); $\xi^{(2)}(l)$ при $\chi^{(2)} = 1, 0$ (кривые 2–3 соответственно); $\xi^{(3)}(l)$ при $\chi^{(3)} = 1, 0, \eta = 0.5$ (кривые 4–5) и $\eta = 6$ (кривые 6–7)

лическое сопротивление трубки зависит от распределения скорости оттока вдоль стенки трубки и от соотношения скоростей активного и пассивного транспорта. Кроме того, в случае $w(x) = \text{const}$ значение $\xi^{(1)}$ не зависит от χ , а $\Psi^{(1)}(\chi)$ – возрастающая функция, то есть за счет увеличения доли активного транспорта в общем оттоке жидкости можно снизить сопротивление трубки при неизменной неоднородности оттока.

Проводя оценку параметра l , из условия $\Phi = Q$

получаем $k \sim (V^*)^2 R / (2L\delta_1)$, откуда для $\delta_1 \sim 10^5 \text{ Па}$ $10^{-5} < l < 1$. Здесь верхняя граница диапазона соответствует крупным листьям длиной порядка 0.5–1 м. При этом для большинства мелких листьев с тонкими проводящими элементами $l \leq 0.1$. Отсутствие достаточного экспериментального материала не позволяет сравнить полученные теоретические оценки с данными измерений. Вопрос о количественном соотношении между двумя видами транспорта в тканях растений пока недостаточно исследован как для листьев, так и для органов с более простой геометрией корней и стеблей. Известно, что активный транспорт жидкости характерен для эволюционно молодых видов растений, а величина χ имеет существенные суточные и сезонные колебания и изменяется под действием ряда минеральных и регуляторных факторов [30].

Диапазон $l > 1$ характерен для технических устройств (дренажных систем), для которых, таким образом, может быть поставлена задача оптимизации в виде $Z \rightarrow \min, \xi = \text{const}$ для определения оптимальных условий оттока на стенке. При формировании биологических проводящих систем структура ветвлений листа данного вида жестко детерминирована [29], поэтому имеет смысл говорить о задаче оптимизации в постановке (1) и определении оптимальной геометрии трубки, а также самоподобного ветвящегося русла, образованного такими трубками [12].

2. ИССЛЕДОВАНИЕ ПАРАМЕТРОВ ОПТИМАЛЬНОЙ ТРУБКИ

Поставим для течения жидкости в трубке с проницаемыми стенками оптимизационную задачу (1). Используя выражение (8), вычислим вязкую диссипацию Θ :

$$\Theta = 2\pi \int_0^L dx \int_0^R \tau_{ik} v_{ik} r dr,$$

где v_{ik} – тензор скоростей деформации; $\tau_{ik} = 2\mu v_{ik}$ – тензор вязких напряжений; по одинаковым индексам проводится суммирование. Для решения (1) запишем функцию Лагранжа $\Lambda = \Theta + \rho V$, где $V = \pi R^2 L$, $\rho = \text{const}$ и из условия $\Lambda'_{R,L} = 0$ получим трансцендентное уравнение относительно R, L . При задании конкретного вида функции $V_r(R, x)$ и параметра χ это уравнение может быть решено численными методами. Учитывая отсутствие достоверных экспериментальных данных, рассмотрим предельные случаи $\chi = 0; \infty$ для

граничных условий (11). Тогда при $\chi = 0$ (активный транспорт) для Θ получим:

$$\begin{aligned} I. \Theta^{(1)} &= \Theta^p \left(1 - \epsilon + \frac{1}{3}\epsilon^2\right), \\ II. \Theta^{(2)} &= \Theta^p \left(1 - \frac{4}{3}\epsilon + \frac{8}{15}\epsilon^2\right), \\ III. \Theta^{(3)} &= \Theta^p \left(1 + \frac{2}{1 + \eta^2}(\epsilon - \eta\epsilon^2)\right). \end{aligned} \quad (13)$$

При $\chi = \infty$ (пассивный транспорт) имеем:

$$\begin{aligned} \Theta^{(0)} &= \Theta^p \left(\frac{1}{2} \left(1 + \operatorname{ch}(l) \frac{\operatorname{sh}(l)}{l} \right) - (\epsilon - 1 + \right. \\ &\left. + \operatorname{ch}(l)) \frac{\operatorname{sh}(l)}{l} + (\epsilon - 1 + \operatorname{ch}(l))^2 g(l) \right), \end{aligned} \quad (14)$$

где $\Theta^p = 8\mu L Q^2 / (\pi R^4)$ – диссипация для течения Пуазейля в непроницаемой трубке;

$$g(x) = \frac{\operatorname{ch}(x) \operatorname{sh}(x) - x}{2x \operatorname{sh}^2(x)}, \quad \epsilon = \frac{\Phi}{Q}.$$

Для рассматриваемого случая $Q = \Phi$ из выражений (13) получим $\Theta^{(1)} = \Theta^p/3$, $\Theta^{(2)} = \Theta^p/5$, $\Theta^{(3)} = \Theta^p(3 - 2\eta + \eta^2)/(1 + \eta^2)$. Таким образом, $\Theta^{(1-2)}$ отличаются от Θ^p только константой, а $\Theta^{(3)}$ – не зависящим от R, L множителем, поэтому решение задачи (1) приводит к соотношению $Q/R^3 = \text{const}$, как и в случае трубки с непроницаемыми стенками. Из уравнения (14) при $\epsilon = 1$ имеем $\Theta^{(0)} = \Theta^p \phi(l)$, где $\phi(l) = (\operatorname{ch}(l) \operatorname{sh}(l) - l) / (2l \operatorname{sh}^2(l))$. Решение задачи (1) в этом случае дает следующую зависимость $Q(R, l)$:

$$\begin{aligned} \frac{Q^2}{R^6} f(l) &= \text{const}, \\ f(l) = \phi(l) &= l \phi'(l) = \frac{l \operatorname{ch}(l) - \operatorname{sh}(l)}{\operatorname{sh}^3(l)}. \end{aligned}$$

Отсюда для ветвления, образованного оптимальными в смысле критерия (1) трубками, из условия непрерывности расхода $Q_i = Q_{i+1,1} + Q_{i+1,2}$ (здесь $Q_i, Q_{i+1,1}, Q_{i+1,2}$ – объемный расход в основной и дочерних трубках соответственно) получим модифицированный закон Мюррея в виде

$$\frac{R_i^3}{\sqrt{f(l_i)}} = \frac{R_{i+1,1}^3}{\sqrt{f(l_{i+1,1})}} + \frac{R_{i+1,2}^3}{\sqrt{f(l_{i+1,2})}}. \quad (15)$$

В случае малых значений l , раскладывая $f(l)$ в ряд по l , получим $f(l) = 1/3 + o(l^2)$. В диапазоне

$|l| \leq 0.5$, который соответствует большинству листов с $L \leq 0.1$ м, изменения $f(l)$ лежат в диапазоне $\delta f(l) \leq 0.03$ или $\delta f(l) \leq 10\%$. Точность измерений R, L по данным [18] составила 2%, откуда для погрешности значений $l = 4L\sqrt{\mu k} R^{-3/2}$ и $f(l)$ получим $\delta l \sim 6\%$, $\delta f(l) \sim 12\%$. Таким образом, при указанной точности измерений соотношение между $R_i, R_{i+1,1}, R_{i+1,2}$ будет соответствовать закону Мюррея в классической форме с $\gamma = 3$. Проверка соотношения (15) может быть выполнена на основании данных измерений для крупных листовых пластинок ($L \geq 0.5$ м), например, тропических растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Решение задачи о движении вязкой жидкости по системе трубок с проницаемыми стенками при наличии двух компонент оттока через стенку позволяет исследовать гидравлические характеристики систем дальнего транспорта жидкости в тканях растений. Результаты расчетов при ряде упрощающих предположений относительно скорости оттока на стенке и соотношения между двумя компонентами оттока – зависящей и не зависящей от давления в трубке – показали, что гидравлическое сопротивление системы снижается по мере увеличения неравномерности оттока по длине трубки. На основе представленной модели и данных измерений могут быть проведены сравнительные исследования гидравлических свойств проводящих систем разных типов [29], в том числе для видов, занимающих разные положения на эволюционной шкале. Подобные оценки неоднократно проводились для артериальных русел и стимулировали исследование механизмов эволюционной оптимизации [3, 4, 6, 7]. Решение оптимизационной задачи (1) для трубки с проницаемыми стенками при принятых предположениях относительно условий течения приводит к тому же соотношению $Q \sim R^3$, которое получено при решении аналогичной задачи для пуазейлевского течения в трубке с непроницаемыми стенками и для течений в открытых руслах речных систем при ряде упрощающих предположений.

Течение крови в сосудах имеет волновой характер, сопровождается сложными деформациями стенок и наложением многочисленных отраженных волн [1]. Соответствие структуры артериального русла соотношениям, следующим из модели стационарного пуазейлевского течения, указывает на то, что механизмы формирования оптимальных артериальных русел могут быть связа-

ны с поддержанием в определенном диапазоне значений среднего за период напряжения сдвига на стенке сосуда [5, 6, 12]. В представленной в данной работе модели не учтены особенности движения жидкости по проводящей системе растений, связанные с биохимической регуляцией. Полученное соответствие статистических данных о структуре проводящей системы и теоретических результатов указывает на то, что механизмы формирования оптимальных транспортных русел в растительных тканях могут быть связаны с осредненными по системе гидромеханическими параметрами, например, с параметром ϵ , определяющим соотношение между притоком жидкости по проводящему элементу и ее потреблением клетками по мере оттока через стенку элемента. Поддержание значения ϵ в определенном диапазоне значений в ходе роста листа приведет к формированию проводящего элемента с оптимальными в смысле критерия (1) свойствами. Справедливость этой гипотезы может быть подтверждена путем экспериментального исследования закономерностей дальнего транспорта жидкости по проводящим системам с разной геометрией.

1. *Milnor W. R.* Hemodynamics.– Baltimore: Williams, Wilkins, 1989.– 419 p.
2. *Кизилова Н. Н.* Транспортная система и рост листа // Современные проблемы биомеханики. Вып.10. Биомеханические аспекты роста и морфогенеза.– М.:Наука, 2000.– С. 379–405.
3. *Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии.– М.: Мир, 1969.– 215 с.
4. *Шошенко К. А., Голубь А. С., Брод В. И. и др.* Архитектоника кровеносного русла.– Новосибирск: Наука, 1982.– 183 с.
5. *La Barbera M.* Principles of design of fluid transport systems in zoology // Science.– 1990.– **249**.– P. 992–1000.
6. *Popescu A. I.* Bionics, biological systems and the principle of optimal design // Acta Biotheor.– 1999.– **46**.– P. 299–310.
7. *Zamir M., Bigelov D. C.* Cost of departure from optimality in arterial branching // J. Theor.Biol.– 1984.– **109**.– P. 410–409.
8. *Dawson C. A., Krenz G. S., Karau K. L.* Structure-function relationships in the pulmonary arterial tree // J.Appl.Physiol.– 1999.– **86**.– P. 569–583.
9. *Григорян С. С., Гоширидзе Н. Ш.* Оптимальная организация ветвящейся сосудистой сети при пульсирующем потоке // Механика биологических сплошных сред.– М.:Изд-во МГУ, 1986.– С. 125–131.
10. *Mandelbrot B. B.* The fractal geometry of Nature.– N.-Y.: W.H.Freedman, Co, 1982.– 427 p.
11. *Murray C. D.* The physiological principle of minimum work. I.The vascular system and the cost of blood volume // Proc.Nat.Acad.USA.– 1926.– **12**.– P. 207–214.
12. *Черноусько Ф. Л.* Оптимальная структура ветвящихся трубопроводов // Прикл. матем. механика.– 1977.– **41**.– С. 376–383.
13. *Sherman T. F.* On connecting large vessels to small // J.Gen.Physiol.– 1981.– **78**.– P. 431–453.
14. *Uyilings H. B. M.* Optimization of diameters and bifurcation angles in lung and vascular tree structures // Bull.Math.Biol.– 1977.– **39**.– P. 509–519.
15. *Taber L. A.* An optimization principle for vascular radius including the effects of smooth muscle tone // Biophys.J.– 1998.– **74**.– P. 109–114.
16. *Латишов К. Ш., Шаюсупов М.* О русловых потоках с переменным расходом.– Ташкент: Изд-во "ФАН", 1979.– 192 с.
17. *Кизилова Н. Н., Попова Н. А.* Исследование транспортных систем листьев растений // Проблемы бионики. Харьков.– 1999.– 51.– С. 84–95.
18. *Кизилова Н. Н., Попова Н. А.* Критерии оптимального функционирования ветвящихся транспортных систем живой природы // Вестник Харьковского университета.Серия "Математика, прикладная математика и механика".– 1999.– 444.– С. 148–156.
19. *Pelletier J. D., Turcotte D. L.* Shapes of river networks and leaves: are they statistically similar? // Philos.Trans.R.Soc.Lond.B.Biol.Sci.– 2000.– **355**.– P. 307–311.
20. *Гришанин К. В.* Гидравлическое сопротивление естественных русел.– СПб.: Гидрометеониздат, 1992.– 183 с.
21. *Sun T., Meakin P., Jossang T.* Minimum energy dissipation river networks with fractal boundaries // Phys.Rev.Ser.E.– 1995.– **51**.– P. 5353–5359.
22. *Sinclair K., Ball R. C.* Mechanism for global optimization of river networks from local erosion rules // Phys.Rev.Lett.– 1996.– **76**.– P. 3360–3363.
23. *Giacometti A.* Local minimal energy landscapes in river networks // Phys.Rev.Ser.E.– 2000.– **62**.– P. 6042–6051.
24. *Ellerby D. J., Ennos A. R.* Resistances to fluid flow of model xylem vessels with simple and scalariform perforation plates // J.Experim.Botany.– 1998.– **49**.– P. 979–985.
25. *Регирер С. А.* О приближенной теории течения вязкой несжимаемой жидкости в трубах с проницаемыми стенками // Журн.технич.физики.– 1960.– **30**.– С. 639–643.
26. *Ерошенко В. М., Зайчик Л. И.* Гидродинамика и теплообмен на проницаемых поверхностях.– М.: Наука, 1984.– 274 с.
27. *Dayanandan P., Subbiah V. R., Ebenezer A. I.* Movement of water in glass leaf blades // Amer.J.Bot.– 1994.– **81**, Suppl.– P. 21–22.
28. *Регирер С. А., Утушкина Н. С., Шадрин Н. Х.* О течении крови в капиллярной сети мышцы // Известия АН СССР. Сер.МЖГ.– 1986.– 6.– С. 79–93.
29. *Hickey L. J.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer.J.Bot.– 1973.– **60**.– P. 17–33.
30. *Лютге У., Хигинботам Н.* Передвижение веществ в растениях.– М.: Колос, 1984.– 408 с.