

## Формирование структуры годичного кольца хвойных: оптимизационное математическое моделирование

Шипицына Е.Ю.<sup>1\*</sup>, Свидерская И.В.<sup>1\*\*</sup>, Суховольский В.Г.<sup>2\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Сибирский федеральный университет, Федеральное агентство образования

<sup>2</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

**Аннотация.** Предложена модель, описывающая формирование годичного кольца как структуры, состоящей из двух типов клеток. Первый тип клеток выполняет проводящую функцию, второй - механическую функцию. Алгоритм выбора типа формируемой клетки основан на представлении о максимизации вклада клетки определенного типа в суммарную проводимость или прочность древесины. Проведенное сопоставление модельных и натуральных данных показало корректность предложенной модели. Существование годичного кольца как слоистой структуры с формируемыми в начале сезона проводящими клетками и на более поздних этапах сезонного роста опорными клетками объясняется законом Пуазейля для протекания жидкости, а также законами, определяющими прочность материала в зависимости от его геометрических характеристик.

**Ключевые слова:** хвойные древесные растения, годичное кольцо, структура, клетки

### ВВЕДЕНИЕ

Характерной особенностью клеточной структуры годичного кольца хвойных является существование слоев ранней и поздней древесины. В начале сезона вегетации формируются трахеиды большего радиального размера с тонкими стенками – ранняя древесина (РД). Ближе к концу сезона формируются трахеиды меньшего радиального размера с более толстыми стенками – поздняя древесина (ПД). Клетки РД лучше приспособлены для проведения восходящих потоков жидкости, а клетки ПД – для выполнения механической функции [1]. Экспериментальные исследования указывают, что соотношение между РД и ПД, а также сам переход от формирования ранней древесины к формированию поздней в ходе сезона связаны с физиологическими особенностями сезонного роста и развития дерева, а также с динамикой температурных условий и условий увлажнения. Однако у целого ряда видов, например, *Agatis australis*, *Araucaria angustifolia*, несмотря на то, что они произрастают в условиях со сменой времен года, годичные кольца не выражены, и трахеиды внешнего слоя кольца мало отличаются по величине радиального размера и толщине клеточной стенки от трахеид внутренней части кольца [2].

В настоящей работе предложена модель, объясняющая существование годичного кольца как структуры, состоящей из разных типов клеток, различающихся по функциональной специализации с точки зрения оптимизации его структуры.

---

\* ekaterishi@yandex.ru

\*\* isvider@mail.ru

\*\*\* soukhovolsky@nm.ru

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для сопоставления с модельными расчетами использовались данные по размерам трахеид для трех видов хвойных, характерных для лесов Сибири. Отбор образцов производился с помощью бурава из живых деревьев на высоте примерно 1,3 м от основания ствола. Измерения размеров клеток выполнялись на окрашенных микротомных срезах или отшлифованных поперечных срезах древесины непосредственно в поле зрения микроскопа или после оцифровки оптических изображений. Оптическое увеличение варьировало от 450 до 1575х. В табл. 1 представлены данные, характеризующие образцы древесины.

**Таблица 1.** Характеристики образцов древесины, использованных при анализе структуры годовичных колец

место произрастания и его координаты	вид дерева	число годовичных колец	диапазон ширины кольца, мм
Нижнее Приангарье, 57° СШ 94° ВД	<i>Pinus sylvestris</i> L.	13	0,20 – 1,53
	<i>Picea abies</i> Ldb.	12	0,62 – 2,44
	<i>Larix sibirica</i> Ldb.	11	0,35 – 0,90
Красноярская лесостепь, 56° СШ 93° ВД	<i>Pinus sylvestris</i> L.	11	0,68 – 3,00

## ОПТИМИЗАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОГО ФОРМИРОВАНИЯ КЛЕТОК ГОДИЧНОГО КОЛЬЦА У ХВОЙНЫХ

Известно, что проводимость и прочность древесины возрастают с увеличением размеров люмена и клеточных стенок. Согласно закону Пуазейля, проводимость воды по сосудам пропорциональна четвертой степени их радиуса [3]. Механическая же прочность трубы пропорциональна квадрату толщины ее стенок на поперечном сечении [4]. Чем больше размеры люменов и число клеток ранней древесины, тем выше проводящая способность древесины. Чем больше толщина клеточных стенок и чем больше число клеток поздней древесины, тем выше прочность древесины. Однако при достижении определенных размеров этих клеточных структур дальнейшее их увеличение нецелесообразно, так как эти размеры могут превосходить потребности конкретного дерева в увеличении проводимости и прочности ствола. Для описания эффективности выполнения клетками своих основных функций определим функции парциальной полезности проведения воды по кольцу  $v(L)$  и парциальной полезности прочности древесины кольца  $w(H)$  как ограниченные функции от геометрических размеров соответственно люмена и клеточных стенок:

$$v(L) = \frac{L^4}{A + L^4} \quad (1)$$

$$w(H) = \frac{H^2}{B + H^2} \quad (2)$$

где  $L$  – накопленная сумма люменов в уже сформированной части годовичного кольца;  $H$  – накопленная сумма толщины клеточных стенок;  $A, B$  – константы.  $\sqrt[4]{A}$  –

накопленная сумма люменов, при достижении которой  $v(L)=1/2$ ;  $\sqrt[4]{B}$  – накопленная сумма площадей стенок, при достижении которой  $w(H)=1/2$ .

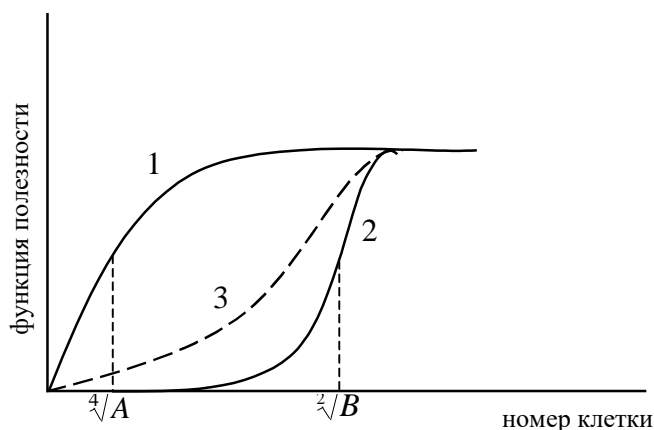
Пусть на определенный момент времени в годичном кольце выросло уже  $k$  клеток ( $k=1, 2, \dots$ ), из них  $k_1$  проводящих клеток и  $k_2$  опорных клеток ( $k_1+k_2=k$ ). В нашей модели все проводящие клетки имеют одинаковый радиальный размер люмена  $l_1$ , а опорные клетки имеют люмен радиальным размером  $l_2$ . Толщина клеточной стенки у проводящих клеток –  $h_1$ , а опорных клеток –  $h_2$ . Радиальный размер трахеиды в поперечном сечении равен сумме размера люмена и толщины клеточной стенки.

Суммарный размер люменов слоя из  $k$  клеток составит  $L(k) = l_1 k_1 + l_2 k_2$ ; суммарный размер стенок  $H(k) = h_1 k_1 + h_2 k_2$ . Будем полагать, что люмен проводящей клетки много больше опорной клетки:  $l_1 \gg l_2$ , а толщина стенок опорной клетки много больше толщины стенок проводящей клетки:  $h_2 \gg h_1$ . Для простоты можно считать, что  $l_2 = 0$  и  $h_1 = 0$  (рис. 1). Тогда

$$v(k_1) \approx \frac{(l_1 k_1)^4}{A + (l_1 k_1)^4} = \frac{k_1^4}{a + k_1^4} \quad (a = \frac{A}{l_1^4}) \quad (3)$$

$$w(k_2) \approx \frac{(h_2 k_2)^2}{B + (h_2 k_2)^2} = \frac{k_2^2}{b + k_2^2} \quad (b = \frac{B}{h_2^2}) \quad (4)$$

Введем правило выбора типа  $(k+1)$ -ой клетки в процессе формирования древесины. Если прирост функции парциальной полезности проводимости для случая, когда  $(k+1)$ -я клетка будет проводящей, будет больше прироста парциальной полезности прочности в случае, если  $(k+1)$ -я клетка будет опорной, то начнет формироваться проводящая клетка. В противном случае формирующаяся  $(k+1)$ -я клетка будет опорной. Если же приросты полезности, как для функции проведения, так и для функции прочности будет близки к нулю, то рост годичного кольца прекращается. На рис. 1 схематически представлены кривые изменения полезности проводящей и механической функции согласно выше описанному алгоритму. Блок-схема алгоритма выбора типа формируемой клетки приведена на рис. 2.



**Рис. 1.** Схематическое представление функций экологической полезности проводящей и механической функций (1 – модельная кривая для функции проведения; 2 – модельная кривая для функции прочности; 3 – функция прочности по натурным данным).

Функции прироста экологических полезностей для функций проведения и прочности слоя древесины выразим через производные соответствующих функций полезности:

$$\frac{dv}{dk_1} = \frac{4ak_1^3}{(a+k_1^4)^2}; \quad \frac{dw}{dk_2} = \frac{2bk_2^2}{(b+k_2^2)^2}. \quad (5)$$

Рассмотрим следующие этапы роста годичного кольца:

I. Начало роста годичного кольца, когда  $a \gg k_1; b \gg k_2, k_1, k_2 \sim 1$ . Тогда

$$\frac{dv}{dk_1} \approx \frac{4k_1^3}{a} > \frac{dw}{dk_2} \approx \frac{2k_2^2}{b}.$$

Таким образом, на начальном этапе роста годичного кольца

прирост полезности при возникновении новой проводящей клетки превышает прирост полезности в том случае, если очередная растущая клетки будет опорной. В этом случае согласно предложенному алгоритму начнет формироваться слой проводящих клеток.

II. Окончание роста слоя проводящих клеток, когда  $k_1 \approx 2a, a \approx b, k_2 \approx 1$ . Тогда

$$\frac{dv}{dk_1} \approx \frac{4k_1^3}{k_1^8} = \frac{2}{k_1^6} < \frac{dw}{dk_2} \approx \frac{2k_2}{b}.$$

В этом случае прирост полезности в случае формирования

опорной клетки будет превосходить прирост полезности в случае формирования проводящей клетки и произойдет переключение выполнения проводящей функции на выполнение механической функции.

III. Окончание роста годичного кольца, когда  $k_1 \approx 2a, k_2 \approx 2b$ . Тогда

$$\frac{dv}{dk_1} = \frac{2}{k_1^4} \approx \frac{dw}{dk_2} = \frac{1}{k_2^2}.$$

В этом случае приросты полезностей формирования и опорных, и

проводящих клеток будет близки к нулю, и рост годичного кольца прекратится.

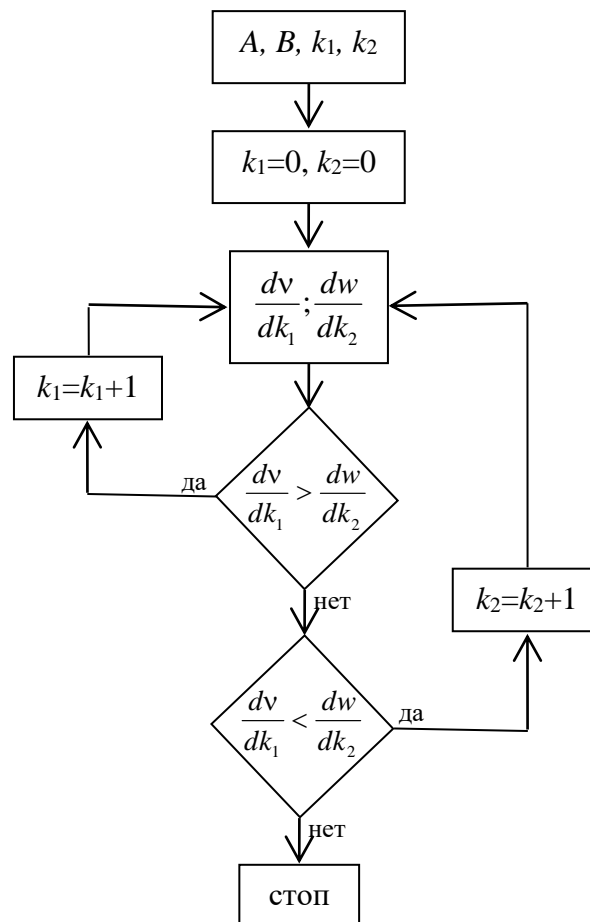


Рис. 2. Алгоритм выбора типа формирующейся клетки в процессе роста годичного кольца.

Таким образом, предложенная модель показывает, что оптимальным является не чередование проводящих и опорных клеток, а формирование слоев проводящих и опорных клеток.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 3 представлены расчетные данные изменения величин накопленной проводимости  $v(L)$  и накопленной прочности  $w(H)$  в зависимости от доли сформировавшихся клеток в кольце.

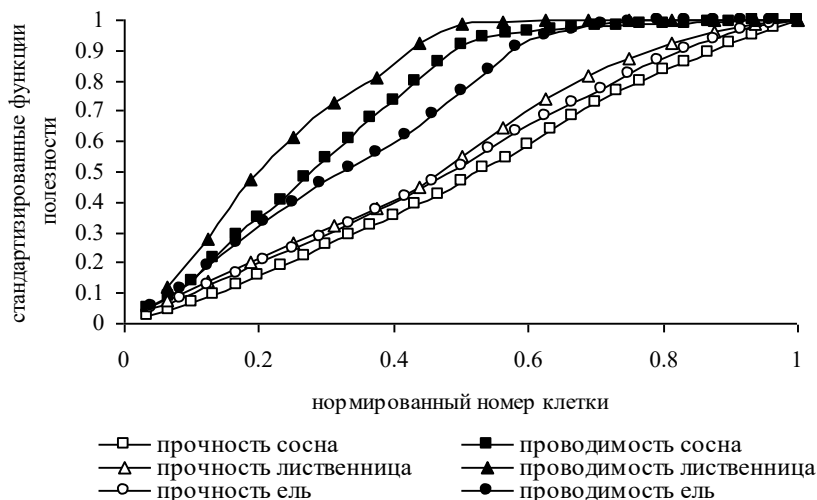


Рис. 3. Стандартизированные функции полезности для одного из годовых колец изученных деревьев (*Pinus silvestris* L., *Picea abies* Ldb., *Larix sibirica* Ldb.)

Как видно из рис. 3, функция экологической полезности накопленной проводимости клеток кольца достигает максимума после окончания формирования примерно половины клеток. Прочность кольца, напротив, начинает возрастать более интенсивно в процессе формирования второй половины клеток кольца. Синхронность процессов окончания накопления проводящих свойств и начала увеличения прочностных характеристик клеток годового кольца хорошо видны на рис. 4, где приведены графики изменения первых разностей величин функций экологической полезности накопленных проводимости и прочности для данных, отображенных на рис. 3.

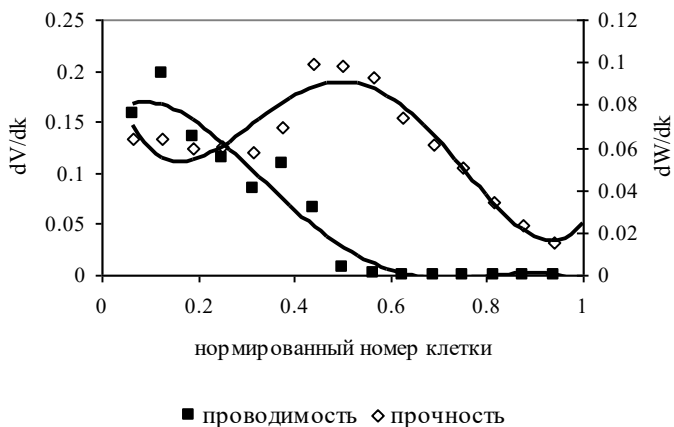
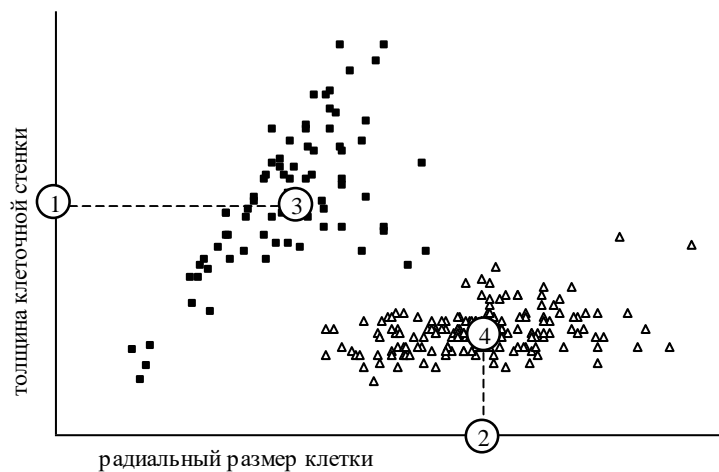


Рис. 4. Первые разности величин стандартизированных функций полезности прочности и проводимости кольца (по данным, приведенным на рис. 3, *Larix sibirica* Ldb.).

Аналогичные кривые накопленной прочности и проводимости получены при измерении характеристики клеток деревьев других пород. Коэффициенты уравнений (1) и (2) функций экологической полезности накопленной проводимости и прочности для отдельных годовичных колец оценивались с использованием опции «Поиск решения» электронных таблиц Excel 6.0. Параметры  $\alpha$  и  $\beta$  – соответствуют доле клеток в годовичном кольце, при которой функции проводимости и прочности кольца достигают половины своих максимальных значений.

Сравнение рис. 1 и 3 показывает, что рассчитанная по реальным данным функция прочности по своему виду отличается от функции прочности, постулированной в модели. Это расхождение связано, по всей видимости, с тем, что в модели не учитывались размеры стенок проводящих клеток и размеры люмена опорных клеток. Как видно из рис. 5, проводящие и опорные клетки в типичном годовичном кольце различаются по радиальному размеру люмена и толщине клеточных стенок. На этом рисунке «облако» точек с центром в точке 4 характеризует проводящие клетки (клетки ранней древесины), «облако» точек с центром в точке 3 – опорные клетки (клетки поздней древесины). В предложенной же модели опорные клетки характеризуются точкой 1, а проводящие клетки – точкой 2 на рис 5.



**Рис. 5.** Типичное соотношение радиальных размеров и толщины клеточных стенок клеток ранней и поздней древесины в годовичном кольце.

Тем не менее, качественно поведение модельных кривых и кривых, построенных для натуральных данных, схоже. Переход от процесса роста клеток ранней древесины к росту клеток поздней древесины для натуральных данных происходит скачком, как и в модели (рис. 5). Конечно, для достижения лучшего согласия модели с наблюдением необходимо учесть в модели характеристики люменов и стенок и опорных, и проводящих клеток. Для этого нужно в выражении для функции прочности добавить величину  $k_1 h_1^2$ , характеризующую вклад в общую прочность стенок проводящих клеток.

В табл. 2 и 3 приведены значения параметров функций экологической полезности накопленной прочности и проводимости для годовичных колец ряда деревьев. Параметры  $W_{max}$  и  $U_{max}$  характеризуют максимальные для данного годовичного кольца значения накопленной прочности и накопленной проводимости.

**Таблица 2.** Параметры кривых накопленных прочности и проводимости годичного кольца (*Picea abies* Ldb.)

год	число клеток в годичном кольце, $k$	$U_{max} * 10^5$ , мкм <sup>4</sup>	$\alpha = \frac{\sqrt[4]{A}}{k}$	$W_{max} * 10^3$ , мкм <sup>2</sup>	$\beta = \frac{\sqrt{B}}{k}$
1929	18	1,59	0,32	3,34	0,42
1930	19	1,65	0,27	3,26	0,39
1931	13	1,10	0,28	2,51	0,37
1932	14	1,03	0,26	2,21	0,36
1933	15	1,66	0,26	3,38	0,50
1934	19	2,09	0,28	3,91	0,39
1935	20	2,62	0,31	4,12	0,40
1936	20	2,92	0,29	4,33	0,39
1937	22	2,12	0,26	4,10	0,40
1938	24	2,45	0,40	4,86	0,42
1939	24	2,58	0,32	5,00	0,41
1940	23	3,68	0,34	5,37	0,42
среднее значение			0,28±0,07		0,39±0,07

**Таблица 3.** Параметры кривых накопленных прочности и проводимости годичного кольца (*Pinus silvestris* L.)

место произрастания	год	число клеток в годичном кольце, $k$	$U_{max} * 10^5$ , мкм <sup>4</sup>	$\alpha$	$W_{max} * 10^3$ , мкм <sup>2</sup>	$\beta$
Нижнее Приангарье	1979	30	4,75	0,27	0,27	0,46
	1982	10	0,08	0,21	0,21	0,29
	1981	7	0,24	0,16	0,16	0,32
	1980	6	0,26	0,22	0,22	0,34
	1979	10	0,11	0,17	0,17	0,27
	1978	6	0,19	0,19	0,19	0,33
	1982	15	1,65	0,24	0,24	0,39
	1982	51	2,80	0,20	0,20	0,43
	1982	39	3,38	0,24	0,24	0,42
	1982	87	6,81	0,32	0,32	0,47
	1981	23	0,42	0,13	0,13	0,33
среднее значение				0,21±0,05		0,34±0,09
Красноярская лесостепь	1982	21	1,39	0,25	6,71	0,37
	1982	50	4,09	0,32	17,45	0,45
	1982	39	4,88	0,30	12,99	0,43
	1982	20	1,61	0,29	6,15	0,37
	1982	31	0,84	0,25	9,27	0,40
	1982	28	1,52	0,34	7,07	0,40
	1983	34	1,17	0,20	8,64	0,38
	1983	37	1,47	0,28	11,89	0,43
	1983	110	5,12	0,29	36,62	0,47
	1983	57	5,60	0,27	19,82	0,42
	1983	54	4,57	0,25	17,99	0,41
сред. значение				0,28±0,04		0,41±0,03

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Предложенная модель фактически основана на том, что существуют различия в размерности переменных в выражениях, характеризующих такие базовые физические закономерности, как протекание жидкости по трубе и прочность материала. В соответствии с законом Пуазейля, объем протекающей жидкости пропорционален четвертой степени линейного размера объектов, по которым течет эта жидкость, тогда как прочностные свойства пропорциональны лишь второй степени линейных размеров объектов. Эти различия и приводят к тому, что на начальных этапах сезонного роста производная для функции проводимости оказывается больше, чем производная для функции полезности и в соответствии с предложенным алгоритмом рост годичного кольца начинается с роста проводящих клеток. Годичное кольцо как анатомическая структура может отсутствовать, если в процессе сезонного роста все формируемые клетки являются клетками одного типа, выполняющими одновременно и опорную, и проводящую функции. Если же на протяжении сезона размеры люмена проводящих клеток постепенно уменьшаются, а размеры стенок постепенно увеличиваются, то в этом случае граница между слоями в годичном кольце окажется не выраженной резко. Появление же ложных колец можно быть связано с флуктуациями размеров клеток ранней и поздней древесины на момент перехода от роста проводящих клеток к росту опорных клеток. В случае таких флуктуаций, когда размеры люмена у опорных клеток увеличатся, возможно, переключение процесса роста клеток вновь на рост проводящих клеток.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Эсау К. *Анатомия растений*. М.: Мир. 1969. 564 с.
2. Чавчавадзе Е.С. *Древесина хвойных*. Л.:Наука. 1979. 190 с.
3. Zimmerman M. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin: Springer-Verlag. 1983. 143 p.
4. Власов В.З. *Тонкостенные упругие стержни*. М.: Физматлит. 1959. 568с.

Материал поступил в редакцию 03.07.2007, опубликован 20.07.2007.