

О.В. ГОРЬ

Група еволюційних біоматеріалів, Інститут дослідження металів товариства Макса Планка
Хайзенбергштрассе, 3, 70569, Штутгарт, Німеччина
o.gorb@mf.mpg.de

БУДОВА, МЕХАНІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ТА СИЛА ВІДРИВУ ГАЧКІВ, ЩО ВКРИВАЮТЬ ПОВЕРХНЮ ПЛОДІВ *GALIUM APARINE L.*

Ключові слова: епізоохорія, зчеплення, трихоми, механічні властивості, модуль пружності

Вступ

Розсіювання зачатків (насіння і плодів) у багатьох вищих рослин відбувається за участю різноманітних агентів розповсюдження, таких як вітер, вода, тварини і люди [1, 2]. Зоохорія, або розсіювання за допомогою тварин, є значно поширеним явищем, до якого залучена ціла низка безхребетних та хребетних тварин. У літературі увага переважно приділяється розсіюванню зачатків плодоїдними тваринами (ендозоохорія) або мурашками (синзоохорія). Лише декілька праць присвячені розсіюванню зачатків шляхом їх прикріплення до поверхні тварин (епізоохорія) [3–6, 10, 11, 14, 16, 19]. Принципи та механізми цього способу розповсюдження були раніше розглянуті в оглядових працях, присвячених розсіюванню зачатків [1, 2, 17–19, 24].

Є два механізми прикріплення зачатків до тварин за допомогою спеціальних пристосувань: (1) механічний, коли зачатки зчеплюються з поверхнею тварин, та (2) приклеюються в'язким секретом. Механічне зчеплення з хутром, пір'ям або м'якими тканинами лап здійснюється за допомогою різноманітних гачкуватих структур на поверхні зачатків [17, 18, 21, 24]. Хоча різноманітність форм гачкуватих придатків величезна, можна виділити три основні їх типи: (1) гачкоподібні, (2) стрілоподібні, (3) гарпуноподібні (рис. 1, 1–6). Перші мають тільки одну гачкоподібно зігнуту частину (далі в тексті — *головка гачка*), тоді як інші можна вважати сукупністю гачків. В останньому типі декілька гачків можуть розміщуватися на верхівці як у стрілоподібних придатків або утворювати один чи кілька рядів від низу до верху як у гарпуноподібних виростів. Гачкоподібні структури завжди асиметричні, тоді як інші види гачкуватих придатків можуть бути і симетричними, і асиметричними. Ми розглядатимемо лише гачкоподібні придатки (далі в тексті — *гачки*).

Гачки різних рослин різняться за походженням, морфологією та розташуванням на поверхні зачатка [2, 17, 18, 22, 24]. Вони можуть бути одно- чи багатоклітинними, порожнистими або виповненими, з рухомою чи нерухо-

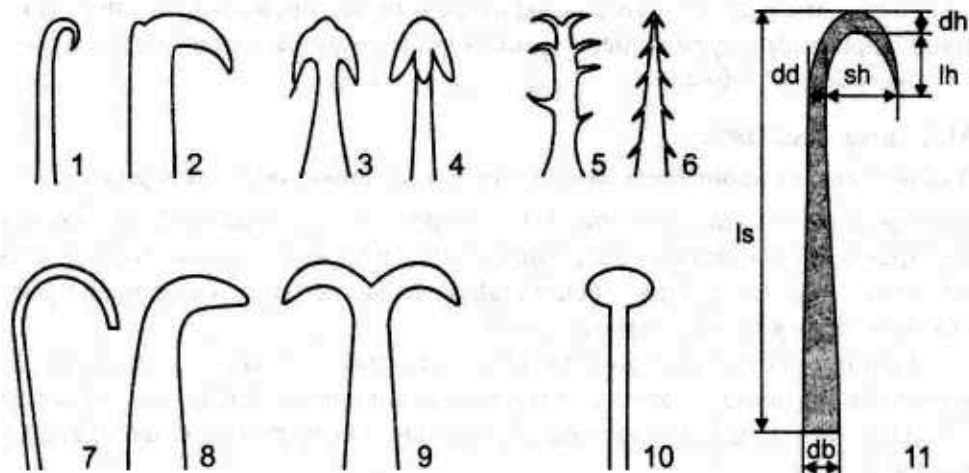


Рис. 1. Типи гачкуватих структур на плодах рослин (1–6) і промислових липучках (7–10) та схема морфометричних параметрів гачків *G. aparine* (11): 1, 2, 7, 8 – гачкоподібні; 3, 4, 9 – стрілоподібні; 5, 6 – гарпуноподібні; 10 – грибоподібні; 1 – *Parietaria officinalis*; 2 – *Ranunculus arvensis*; 3 – *Echinosperrum lappula*; 4 – *Uncarina didieri*; 5 – *Harpagophytum procumbens*; 6 – *Bidens cernuus*; db – діаметр гачка в нижній частині; dd – діаметр гачка у верхній частині; dh – діаметр головки гачка; lh – довжина головки гачка; ls – довжина гачка; sh – ширина головки гачкаю 1–6 – за [24]

Fig. 1. Shapes of hooked structures occurring on plant diaspores (1–6) and industrial fasteners (7–10), and scheme of morphological hook variables in *G. aparine* (11): 1, 2, 7, 8 – hook-like; 3, 4, 9 – arrowhead-like; 5, 6 – harpoon-like; 10 – mushroom-like; 1 – *Parietaria officinalis*; 2 – *Ranunculus arvensis*; 3 – *Echinosperrum lappula*; 4 – *Uncarina didieri*; 5 – *Harpagophytum procumbens*; 6 – *Bidens cernuus*; db – diameter of the hook in its basal part; dd – diameter of the hook in its distal parts; dh – diameter of the hook head; lh – length of the hook head; ls – length of the hook; sh – span of the hook head. 1–6 are modified after [24]

мою основою. Їхні розмір та форма, як і напрямки головок, можуть варіювати не тільки у різних видів рослин, а й навіть серед гачків, розмішених на одному плоді. Хоча гачки дуже різноманітні, всі вони забезпечують ефективне механічне зчеплення зачатків з хутром та пір'ям.

Попередні експериментальні дослідження з епізоохорії були переважно спрямовані на визначення кількості прикріплених зачатків і відстані, на яку вони розповсюджуються, а також на аналіз факторів, що впливають на цю відстань [4, 10, 11, 14]. Для низки рослин оцінено швидкість вилучення зачатків [8, 13]. Швидкість вилучення, час подорожування на тварині та відстань, на яку розносяться зачатки, можуть залежати від сили прикріплення зачатка. На цю силу впливає число зчеплених гачків та сила прикріплення окремого гачка. Ми припускаємо, що сила прикріплення окремого гачка залежить від його будови та властивостей речовини гачка. Щоб перевірити цю гіпотезу, ми дослідили зовнішню і внутрішню будову гачків *Galium aparine* L., плоди якого вкриті гачками з рухомою основою, за допомогою низки мікроскопічних методів. Здійснено виміри сили відриву окремих гачків (вона відповідає силі прикріплення) та визначено властивості матеріалу гачків.

Щоб з'ясувати роль основи у прикріпленні гачка, провели експерименти з двома варіантами промислових гачків: (1) без рухомої основи та (2) зі змодельованими суглобами.

Методика досліджень

Вид рослини та промислові замки-липучки, використані в експериментах

Підмаренник чіпкий (*G. aparine* L.) — широко розповсюджений низькорослий трав'янистий чіпкий однорічник, який забур'янює посіви, городи, засмічені ділянки. Плід — двогорішок, що розпадається на два однонасінні мерикарпії (далі в тексті — також *плоди*).

Зовнішня і бічні ділянки плода щільно вкриті гачками. На внутрішньому боці гачки менші і розташовані рідше. Вони повністю відсутні в областях прикріплення плода до плодоніжки. Загальне число гачків на плоді варіює від 136 до 219.

Принцип прикріплення епізоохорних плодів спеціальними гачкуватими структурами використано при створенні промислових замків-липучок. Липучки слугують для тимчасового прикріплення двох поверхонь одна до одної. На одній з поверхонь липучки розміщені зачіпки, що мають гачкоподібну (далі в тексті — промислові гачки), стрілоподібну або грибоподібну форму (рис. 1, 7–10).

Ми використовували промислові гачки зразка N3 Original Velcro® Hook-Band (Velcro® Fastening Systems, каталог The Velcro® Global Advantage), оскільки їх форма найбільш подібна до гачків *G. aparine*. Гачки розташовані рядами і вкривають поверхню досить рівномірно, вони чималі, з великими голівками, зорієнтованими в одному напрямку. Середина гачків виповнена, рухома основа відсутня. Форма та розміри поперечних розрізів через нижню та верхню частини гачка однакові. Гачки значно різняться між собою за загальною довжиною (середнє значення: $E\bar{X}=1,69$ мм; стандартне відхилення: $SD=0,21$; розмір вибірки: $n=20$) та шириною ($E\bar{X}=0,70$ мм, $SD=0,08$, $n=20$).

Мікроскопічні методи та морфометрія

Зовнішню морфологію гачків вивчали за допомогою світлового (СМ) та сканувального електронного мікроскопів (СЕМ). Цілі свіжі плоди і відрізані гачки приклеювали до двобічнолипкої стрічки і розглядали під бінокулярним мікроскопом Leica MZ 12.5 (Leica Microsystems GmbH, Вецлар, Німеччина). Для сканувальної електронної мікроскопії цілі плоди, зафіксовані свіжими в 70%-му етиловому спирті, зневоднювали у висхідному ряду етилових спиртів, висушували в критичній точці, монтували на столики, напилювали золотом-паладієм (10 нм) і вивчали в СЕМ Hitachi S-800 (Hitachi High-Technologies Corporation, Токіо, Японія) за напруги 20 кВ.

Для анатомічних досліджень використовували СМ. Свіжі плоди розрізали на дві частини, фіксували в ФПК (формальдегід, пропіонова кислота, етанол, вода), потім промивали у водному розчині ацетону з етанолом, зне-

воднювали у висхідному ряду терт-бутанолу (вода, ацетон, терт-бутанол) і вмішували в епоксидну смолу Spurr [20]. Напівтонкі поздовжні та поперечні зрізи фарбували (1) толуїдиновим синім або (2) сафраніном і швидким зеленим. Дигітальні зображення зрізів отримано за допомогою відеокамери Sony 3CCD, змонтованої на SM Zeiss-Axioscope (Carl Zeiss MicroImaging GmbH, Гьоттінген, Німеччина).

Тривимірна модель гачка створена на основі дигітальних зображень поздовжніх та поперечних зрізів з використанням програмного забезпечення Studio 9.5 для Windows NT (Alias-Wavefront, Торонто, Канада).

Для морфометрії застосовували СМ та СЕМ. Гачки приклеювали до двобічнолипкої стрічки. Такі морфологічні параметри, як довжина гачка, його діаметри в нижній та верхній частинах, діаметр, довжина і ширина головки гачка (рис. 1, 1*л*) визначені за допомогою вимірювального СМ Mitutoyo MF U-510 TH (Mitutoyo Messgerate GmbH, Нойс, Німеччина) з точністю до 1 мкм. Товщину стінки вимірювали на поперечних розрізах, зроблених на різній висоті гачків. Далі препарати готували для СЕМ, як описано вище. Товщину стінки гачків визначали за дигітальними зображеннями, використовуючи програмне забезпечення SigmaScan® Pro 5.0 (SPSS Inc., Чикаго, Іллінойс, США).

Вимірювання сили та визначення модуля пружності (модуля Юнга) гачків

Для визначення сили відриву гачків використовували адгезіометр Basalt-01 (Tetra GmbH, Ільменау, Німеччина), який вимірює сили в діапазоні 100–5000 мкН. Адгезіометр складається з трьох головних частин: платформи, скляної пружини та волоконного оптичного сенсора (рис. 2, 1). Нижня проба монтується до платформи, верхня — кріпиться до пружини, якою управляють за допомогою двигуна. Прикріплена до пружини верхня проба може рухатися вниз та вгору. Відхилення пружини визначається за допомогою оптичного сенсора, з'єданого з комп'ютером, на якому записуються дані. Реєструють результуючу силу між двома зразками. За допомогою цього методу оцінювали силу відриву окремого гачка.

Гачки, відрізані від свіжих плодів, приклеювали до платформи за допомогою універсального клею Ergo 5925 (S. Kisling & Cie AG 8010, Цюрих, Швейцарія) і використовували як нижню пробу (рис. 2, 2). Петлю, зроблену зі сталевого дроту діаметром 50 мкм і приклеєну до пружини (стала пружини 290 Н/м), використовували як верхню пробу. Всі експерименти здійснювалися за умов кімнатної температури (20–25°C) та відносної вологості 55–75 %. Гачок зчіплювали з петлею, яку повільно (77,9 мкм/с) рухали вгору. Зареєстровані криві залежності сили від відстані використовували для оцінки сили відриву гачка (рис. 2, 3). Поведінку гачка протягом відриву записували на відео за допомогою вбудованого відеочіпа Leica IC A, змонтованого на біноклярний мікроскоп Leica MZ 12.5. Загалом в експериментах було використано 50 гачків *G. aparine*.

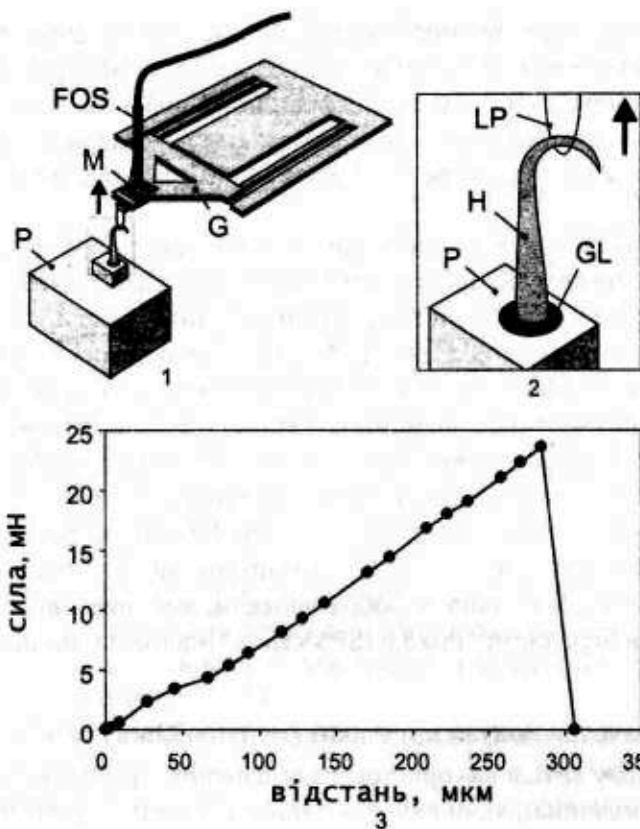


Рис. 2. Схеми адгезіометра Basalt-01 (1) і експериментальної ситуації (2) та типова крива залежності сили від відстані, використана для визначення сили відриву гачка (3). FOS — волоконний оптичний сенсор; G — скляна пружина; GL — клей; H — гачок; LP — сталеві дротяна петля; M — дзеркало; P — платформа

Fig. 2. Micro-force tester Basalt-01 (1), the experimental set-up (2), and an example of the force-distance curve used to estimate the contact separation force (3). X-axis — distance, mm; Y-axis — force, mN. FOS — fiber optical sensor; G — glass spring; GL — glue; H — hook; LP — loop; M — mirror; P — the platform

Адгезіометр використовували також для визначення властивостей матеріалу гачків

(рис. 3, 1). Маленька скляна паличка, прикріплена до пружини, слугувала як верхня проба. Паличку повільно (9,2 мкм/с) рухали в напрямку головки гачка, поки не досягали повного контакту (процес натиснення) (рис. 3, 2). В такому положенні проби залишали на деякий час (період релаксації), реєструючи реакцію гачка на прикладену силу. Провели два види експериментів: (1) з гачками, що мали основу, і (2) з гачками з відрізаною основою. Криві залежності відстані від сили (рис. 3, 3) використовували для визначення модуля пружності матеріалу гачка. Для обробки даних створено математичну модель, яка враховує геометрію гачка. Всього було проведено 78 експериментів з 12 гачками.

Щоб з'ясувати значення рухомої основи для прикріплення гачка, застосували п'єзоелектричний вимірювач сили (вимірювальний діапазон 1—100 г, Віорас Systems Ltd., Санта Барбара, Каліфорнія, США), змонтований з моторизованим мікроманіпулятором (DC3001R, WPI, Сарасата, Філадельфія, США). Щоб імітувати гачки рослин з основою і без неї, використовували зачіпки промислових липучок. Промислові гачки, приклеєні до скляної пластинки, відповідали рослинним гачкам без основи (рис. 4, 1). Щоб змодельювати рослинні гачки з рухомою основою, до промислових гачків приклеювали маленькі петлі, скручені зі сталевого дроту діаметром 50 мкм (рис. 4, 2).

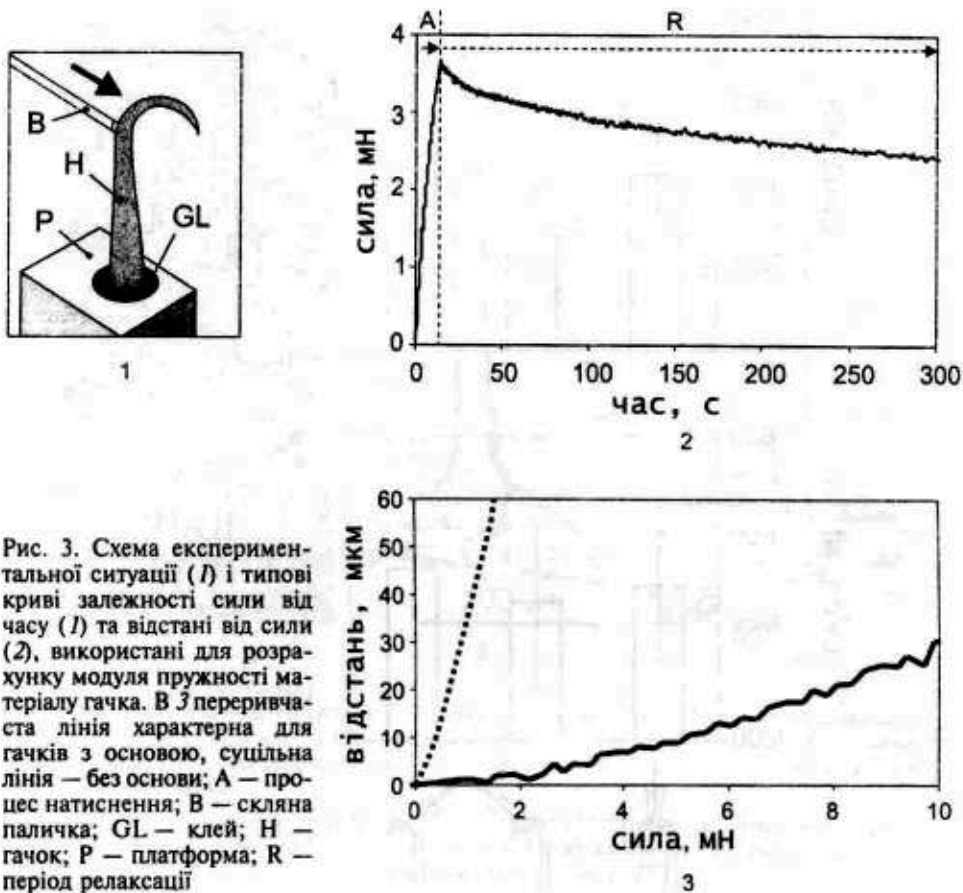


Рис. 3. Схема експериментальної ситуації (1) і типові криві залежності сили від часу (2) та відстані від сили (3), використані для розрахунку модуля пружності матеріалу гачка. В 3 переривчаста лінія характерна для гачків з основою, суцільна лінія — без основи; А — процес натиснення; В — скляна паличка; GL — клей; Н — гачок; Р — платформа; R — період релаксації

Fig. 3. Experimental set-up (1), typical force-time (2) and distance-force curves (3) applied in the evaluation of the elastic modulus of the hook. Solid line indicates hooks with a base, the dotted one — hooks without base. X-axis — time, s; Y-axis — force, mN (1). X-axis — force, mN; Y-axis — distance, mm (2). A — approaching process; B — glass beam; GL — glue; H — hook; P — platform; R — resting period

Петлі нанизували на голку, навколо якої гачки могли рухатися. Гачки зчіплювали з петлею, зробленою із сталевого дроту (50 мкм у діаметрі), яку рухали в протилежному від гачка напрямку зі швидкістю 200 мкм/с. До кожного гачка прикладали силу в трьох різних напрямках: під кутами 45°, 90° та 135° відносно осі гачка (рис. 4). За кривими залежності сили від відстані оцінювали силу відриву. В експериментах використано 12 гачків.

Результати досліджень та їх обговорення

Будова гачків

Гачки *G. aparine* лисі, прямостоячі та перпендикулярні до поверхні плоду. Загальна довжина значно варіює ($E\bar{X}=281,1$ мкм, $\sigma=42,2$, $n=20$) навіть у гачків, розташованих на одному мерикарпії. Гачки сильно потовщені при основі ($E\bar{X}=45,1$ мкм, $\sigma=8,3$, $n=20$) і поступово потоншуються в апікальному на-

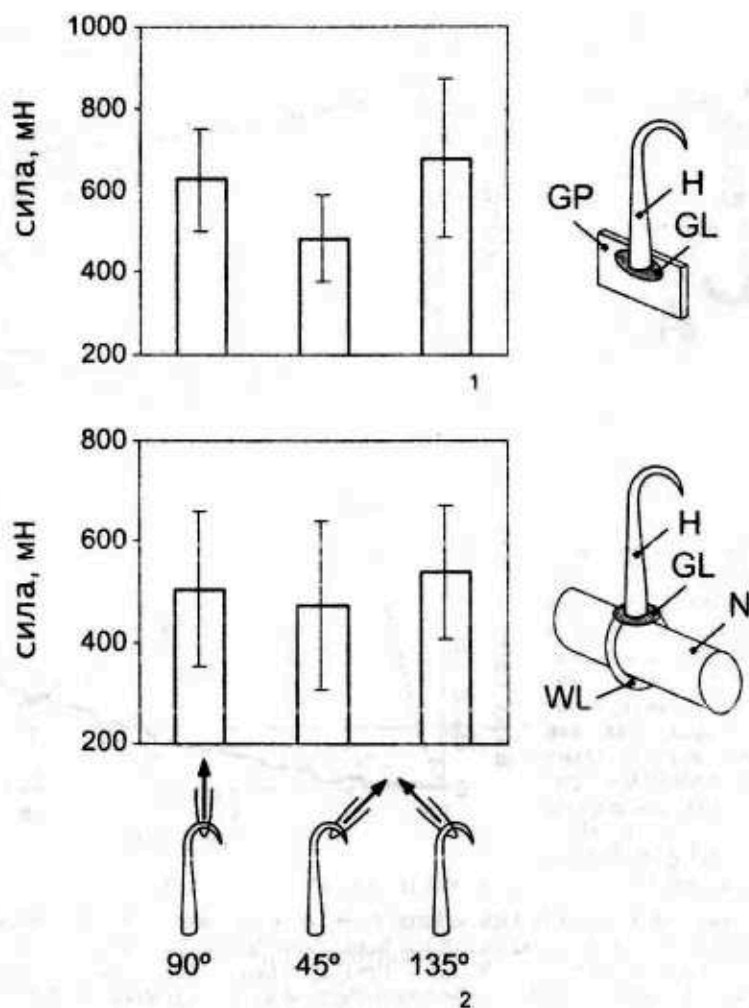


Рис. 4. Сила відриву промислових гачків без основи (1) та зі змодельованим суглобом (2) під дією зовнішньої сили, спрямованої під кутом 90°, 45° і 135° відносно осі гачка. GL — клей; GP — скляна пластинка; H — гачок; N — голка; WL — дротяна петля

Fig. 4. The contact separation force of artificial hooks lacking joints (1) and with simulated joints (2) obtained under pulling force applied at angles of 90°, 45°, and 135°. GL — glue; GP — glass plate; H — hook; N — needle; WL — wire loop

прямку ($E\chi=9,8$ мкм, $\sigma=2,6$, $n=20$). Головки гачків маленькі (довжина: $E\chi=19,6$ мкм, $\sigma=4,9$, $n=20$; ширина: $E\chi=29,6$ мкм, $\sigma=11,8$, $n=20$).

Гачок складається з двох частин: (1) складчастої основи та (2) конуса, гачкоподібно зігнутого на верхівці (рис. 5, 1). Основа, очевидно, функціонує як суглоб, котрий забезпечує обертання конуса. Вона утворена розташованими в один ряд епідермальними клітинами, сполученими з нижньою частиною конуса, котрі оточують його широким кільцем на зразок піхви. Клітини основи тонкостінні, великі, неправильної форми, витягнуті в напрямку конуса (рис. 5, 2).

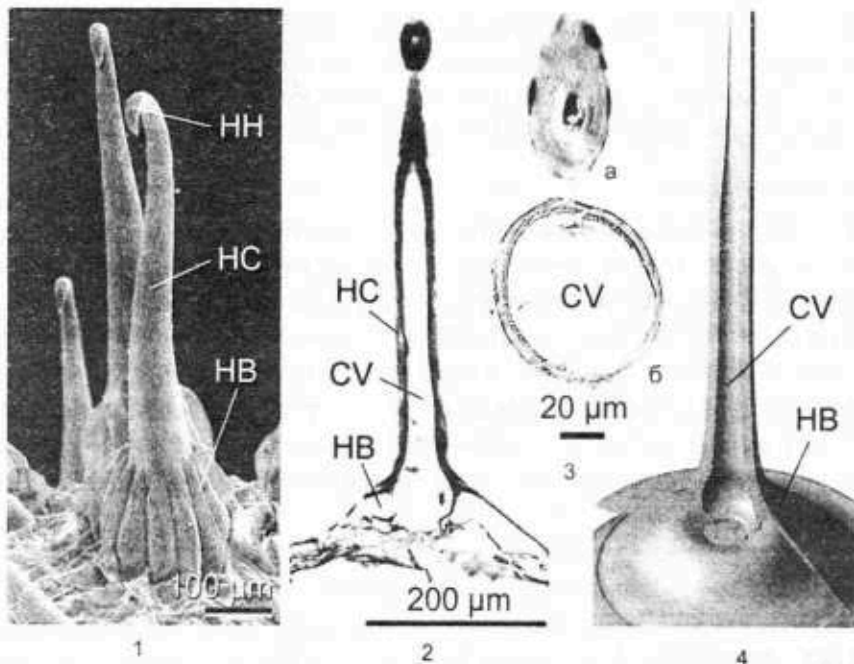


Рис. 5. Особливості будови гачків *G. aparine*: 1 — гачок в СЕМ; 2, 3 — поздовжній (2) та поперечні зрізи (3) у верхній (3а) та нижній (3б) частинах гачка в СМ; 4 — тривимірний модель гачка. CV — порожнина; HB — основа гачка; HC — гачкоподібно зігнутий конус; HH — головка гачка

Fig. 5. Structure of the *G. aparine* hooks: 1 — scanning electron microscope micrograph; 2, 3 — longitudinal (2) and cross sections (3) at the apical (3a) and basal (3b) parts of the hook in a light microscope; 4 — 3D model of the hook. CV — cavity; HB — hook base; HC — hooked cone; HH — hook head

Попередні автори відмічали трихомне походження гачків на плодах *G. aparine* [24]. Наше дослідження показує, що гачки розвиваються з зовнішнього шару перикарпію. Одноклітинний і порожнистий гачкуватий конус можна вважати видозміненою трихоною. Внутрішня порожнина конуса закінчується на рівні відходження голівки гачка, отже, голівка виповнена. Можна припустити, що порожниста будова конуса краще забезпечує його стабільність у випадку деформацій вигину, ніж виповнена структура. У різних гачків конус може бути округлим або овальним у поперечному розрізі (рис. 5, 3). Форма поперечного розрізу може змінюватися також у межах одного гачка від округлої в нижній частині до овальної — у верхній частині, і навпаки. Товщина стінки зростає в апікальному напрямку (при основі: $EX=7,7$ мкм, $\sigma=2,9$, $n=14$; у середній частині: $EX=11,6$ мкм, $\sigma=3,03$, $n=19$; на верхівці: $EX=13,4$ мкм, $\sigma=5,1$, $n=21$). За допомогою гістологічного фарбування в стінці конуса гачка виявлені целюлоза і лігнін.

Порівняно з іншими епізоохорними рослинами гачки *G. aparine* мають особливу будову. В попередніх роботах відзначали, що гачки трихомного по-

ходження можуть бути і порожнистими, і виповненими [24]. Порожністі гачки знайдені також у *Agrimonia eupatoria*, але, на відміну від *G. aparine*, вони не мають рухомої основи. Гачки іншого походження найчастіше виповнені. Відомості про наявність рухомої основи у таких гачків у літературі відсутні.

Сила відриву гачка

На початку експерименту, коли прикладена сила була нижчою за силу відриву, гачки поступово випрямлялися. За певної сили, яку ми називаємо *силою відриву*, гачки ламалися. Злам звичайно проходив по центру головки гачка.

Сила відриву гачків *G. aparine* коливалась у межах 9,37—44,89 мН ($EX=23,23$ мН, $\sigma=8,13$, $n=50$). На основі експериментів з чотирма видами рослин раніше було встановлено, що сила відриву залежить від морфометричних параметрів гачків, і передусім від їх загальної довжини. Гачки *G. aparine* дуже різняться за довжиною і це, можливо, впливає на великі відхилення в значеннях сили.

Для порівняння різних способів розсіювання зачатків у різних видів рослин звичайно використовують такі параметри, як число розсіяних зачатків та відстань, на яку вони розповсюджуються [9]. Відстань вважають дуже важливим параметром, оскільки вона забезпечує уникнення негативного впливу материнської рослини і відчутно впливає на колонізацію нових місцезростань нащадками даної рослини. В епізоохорних рослин ця відстань, очевидно, залежить від тривалості перебування плода на тварині, особливо якщо тварина довговічна або має велику фуражувальну територію [3, 6, 11, 14, 19]. На цей час впливають, вочевидь, прикріплювальні властивості зачатків. Сила прикріплення зачатка залежить від числа зчеплених гачків та прикріплювальної сили окремого гачка. В результаті попередніх досліджень було з'ясовано, що розміри гачків та їх кількість впливають на час, протягом якого зачатки залишаються зчепленими з тваринами [10, 11, 19]. Проведені нами дослідження є першою спробою визначення прикріплювальної сили окремого гачка-зачіпки. Ми використовуємо силу відриву гачка для характеристики його здатності до прикріплення.

У *G. aparine* сила відриву гачка значно нижча за вагу мерикарпія ($EX=20,7$ мг, $\sigma=4,2$, $n=5$), тому для надійного прикріплення зачатку до тварини необхідне зчеплення кількох, щонайменше дев'яти, гачків. Мерикарпії *G. aparine* мають сферичну форму і щільно вкриті гачками. Ці особливості морфології зачатків забезпечують можливість одночасного контакту багатьох гачків з хутром або пір'ям тварин, завдяки чому досягається достатня сила прикріплення. Однак сумарна сила всіх гачків, що вкривають поверхню мерикарпія, суттєво перевищує його вагу. Якщо будуть зчепленими більше за мінімально необхідне число гачків, матимемо дуже високу силу прикріплення зачатка. В реальній ситуації не всі, а лише деякі гачки звичайно прикріплюють плід до тварини. Можливо, дуже щільне покриття зачатка гачками слугує для підвищення шансу на початкове зчеплення плоду з різних боків.

Властивості матеріалу гачка

В експериментах, проведених з метою визначення властивостей матеріалу гачків, під час процесу натиснення сила взаємодії зростала досить швидко (рис. 3, 2). Коли гачок контактував зі скляною паличкою (період релаксації), сила взаємодії поступово релаксувала. Криві залежності сили від часу засвідчують, що матеріал гачка має в'язко-пружні властивості.

За кривими залежності сили від відстані, одержаними протягом процесу наближення, коли відбувається поступове відхилення гачка, визначено модуль пружності (рис. 3, 3). Модулі Юнга гачків з основою та без неї відрізнялися статистично достовірно ($H=755,44$, $df=1$, $P<0.001$, однокомпонентний аналіз вибірок за алгоритмом ANOVA з використанням тесту Крускала—Уелліса). Модулі Юнга становили $2,02\pm 1,5$ ГПа ($N=7$, $n=48$) для гачків з основою і $23,20\pm 15,73$ ГПа ($N=5$, $n=30$) — без основи. Перше значення близьке до модуля пружності лігніну (2,0 ГПа) [7] і суттєво менше за такий деревини (5,03—14,54 ГПа) [15]. Друге значення істотно нижче за модуль пружності целюлози у поперечному напрямку (30,5 ГПа) [23] і перевищує такий деревини. Цікаво відзначити, що модуль Юнга клітинної стінки, розрахований за допомогою математичних моделей, які враховували пружні властивості трьох головних полімерів клітинної стінки в деревині (целюлоза, лігнін і геміцелюлоза), коливається у межах 7,0—15,0 ГПа [12]. За нашими даними, гачки без основи, утворені лише клітинною стінкою, мають вищий модуль пружності порівняно з вказаними раніше значеннями для стінки клітин.

Отже, сила відриву гачка залежить від його морфології та властивостей матеріалу. Оскільки у природних умовах напрямок дії зовнішньої сили може бути різним, це також може впливати на силу відриву. За отриманими даними можна дійти висновку, що наявність основи підвищує пружність усього гачка. Основу можна розглядати як суглоб, котрий забезпечує зчеплення гачка, коли зовнішня сила діє з різних боків. Для перевірки цієї гіпотези ми провели експерименти з промисловими гачками без основи та зі змодельованими суглобами.

Вплив основи гачка на його прикріплення

Під дією зовнішньої сили промислові гачки не ламалися, а просто вислизали з петлі. Сила відриву гачків без основи статистично достовірно відрізнялась в експериментах з різними напрямками прикладеної сили ($H=19,534$, $df=2$, $P=<0,001$, однокомпонентний аналіз вибірок за алгоритмом ANOVA з використанням тесту Крускала—Уелліса). Найменша сила зареєстрована у разі кута 45° (рис. 4, 1) (45° проти 90° : різниця вибірок = 19,643, $Q=3,472$, $P<0,05$; 45° проти 135° : різниця вибірок = 23,214, $Q=4,104$, $P<0,05$, багаторазове попарне порівняння вибірок за тестом Данна). Проте різниця у значеннях сили відриву була несуттєвою, коли зовнішню силу прикладали під кутами 90° і 135° (різниця вибірок = 3,571, $Q=0,631$, $P>0,05$, багаторазове попарне порівняння вибірок за тестом Данна). В експериментах з гачками, що

мали суглоби, сила відриву не залежала від напрямку прикладеної сили (рис. 4, 2) ($H=5,481$, $df=2$, $P=0,065$, однокомпонентний аналіз вибірок за алгоритмом ANOVA).

Отримані результати дозволяють дійти висновку, що рухома основа працює на зразок суглоба і забезпечує вищий шанс для початкового прикріплення плодів. Навіть якщо тільки верхня частина головки гачка зчепилася з субстратом, може статися подальше повне прикріплення гачка. В такому випадку округла та овальна форма плоду, вкритого багатьма гачками, матиме особливо важливе значення. Тоді початкове прикріплення відбуватиметься не лише за рахунок гачків, розташованих з боку субстрату, а також тих, що вкривають сусідні області, завдяки наявності рухомої основи. В результаті зчеплюється більша кількість гачків, і відповідно сила прикріплення плодів зростає. Такого не спостерігається у рослинних гачків без рухомої основи. У багатьох видів рослин відсутність суглобів при основі, можливо, частково компенсується за рахунок різного спрямування головок сусідніх гачків.

Можливо, рослинні гачки з рухомою основою, що були об'єктом нашого дослідження, стануть біологічним прототипом для промислових замків-липучок з поліпшеними прикріплювальними властивостями.

Автор висловлює щире подяку В. Попову (Берлінський технічний університет, Німеччина) за розробку математичної моделі, використаної для розрахунків модуля пружності матеріалу гачка, та С. Горбу (Інститут дослідження металів товариства Макса Планка, Штутгарт, Німеччина) — за допомогу на всіх етапах роботи. Т. Шпек (Т. Speck, Фрайбурзький університет, Німеччина) консультував з приводу підготовки анатомічних препаратів гачків. С. Ендерс (S. Enders, Інститут дослідження металів товариства Макса Планка, Штутгарт, Німеччина) надала інформацію про модулі пружності матеріалів рослинного походження. Співробітники лабораторії електронної мікроскопії Ю. Бергер, Б. Сайлер та Б. Латтемманн (J. Berger, B. Sailer, B. Lattermann, Інститут біології розвитку товариства Макса Планка, Тюбінген, Німеччина) допомагали у проведенні мікроскопічних досліджень.

1. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. — М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1957.
2. Левина Р.Е. Плоды: морфология, экология, практическое значение. — Саратов: Приволжское книжное изд-во, 1967.
3. Agnev A.D.Q., Flux J.E.C. Plant dispersal by hares (*Lepus capensis* L.) in Kenya // Ecol. — 1970. — 51. — P. 735—737.
4. Bullock S.H., Primack R.B. Comparative experimental study of seed dispersal on animals // Ecol. — 1977. — 58. — P. 681—686.
5. Clerck-Floate de R. Cattle as disperses of hound's-tongue on rangeland in southeastern British Columbia // J. Range Manag. — 1997. — 50. — P. 239—243.
6. Fischer S.F., Poschlod P., Beinlich B. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands // J. Appl. Ecol. — 1996. — 33. — P. 1206—1222.
7. Cousins W.J. Elastic modulus of lignin as related to moisture content // Wood Science and Technology. — 1976. — 10. — P. 9—17.

8. Hawthorn W.R., Hayne P.D. Seed production and predispersal predation in the biennial compositae species *Arctium minus* (Hill) Bernh. and *A. lappa* L. // *Oecol.* — 1978. — 34. — P. 283–295.
9. Howe H.F., Smallwood J. Ecology of seed dispersal // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1982. — 13. — P. 201–228.
10. Kiviniemi K. A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions // *Acta Bot. Neerl.* — 1996. — 45. — P. 73–83.
11. Kiviniemi K., Telenius A. Experiments on adhesive dispersal by mouse: seed shadow and dispersal distance of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden // *Ecography.* — 1998. — 21. — P. 108–116.
12. Koponen S., Toratti T., Kanerva P. Modelling elastic and shrinkage properties of wood based on cell structure // *Wood Science and Technology.* — 1991. — 25. — P. 25–32.
13. Lacey E.P. Seed dispersal in wild carrot (*Daucus carota*) // *Mich. Bot.* — 1981. — 20. — P. 15–20.
14. Liddle M.J., Elgar M.A. Multiple pathways in diaspore dispersal, exemplified by studies of Noogora Burr (*Xanthium occidentale* Bertol., Compositae) // *Bot. J. Linn. Soc.* — 1984. — 88. — P. 300–315.
15. Niklas K.J. Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function. — Chicago and London: The University of Chicago Press, 1992.
16. Olson B.E., Wallander R.T., Kott R.W. Recovery of leafy spurge seed from sheep // *J. Range Manag.* — 1997. — 50. — P. 10–15.
17. Van der Pijl L. Principles of dispersal in higher plants. — Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1982.
18. Ridley H.N. The dispersal of plants throughout the world. — Ashford: L. Reeve & Co., 1930.
19. Sorensen A.E. Seed dispersal by adhesion // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1986. — 17. — P. 443–463.
20. Spurr A.R. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy // *J. Ultrastructural Res.* — 1969. — 26. — P. 31–43.
21. Stebbins G.L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, II: Seeds and seedlings // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1971. — 2. — P. 237–260.
22. Stiles E.W. Animals as seed dispersers // *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities* / Fenner M. (ed.) — Melksham: Redwood Press, 1992. — P. 87–104.
23. Tashiro K., Kobayashi M. Theoretical evaluation of three-dimensional elastic constants of native and regenerated celluloses: role hydrogen bonds // *Polymer.* — 1991. — 32. — P. 1516–1526.
24. Ulbrich E. Biologie der Früchte und Samen (Karpologie). — Berlin: Springer-Verlag, 1928.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 13.08.2005

Е.В. Горб

Группа эволюционных биоматериалов,
Институт исследования металлов
общества Макса Планка, Германия

СТРОЕНИЕ, МЕХАНИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И СИЛА ОТРЫВА КРЮЧКОВ, ПОКРЫВАЮЩИХ ПОВЕРХНОСТЬ ПЛОДОВ *GALIUM APARINE* L.

Зачатки (семена и плоды) многих цветковых растений распространяются благодаря механическому сцеплению с шерстью или перьями животных (эпизоохория). В статье приведены результаты изучения строения и измерения силы отрыва крючков, покрывающих поверхность плодов *Galium aparine* L. и служащих для эпизоохорного распространения

зачатков. При помощи световой и сканирующей электронной микроскопии обнаружено, что крючки состоят из двух частей: (1) основания и (2) конуса с крючкообразно загнутой верхушкой. Конус развивается из внешнего слоя перикарпия и представляет собой видоизмененную полую одноклеточную трихому. Специфическое окрашивание полутонких срезов, заключенных в эпоксидную смолу, сафранином и стойким зеленым выявило целлюлозу и лигнин в стенке конуса. Измерение силы отрыва отдельных крючков показало, что она колеблется в пределах 9,37—44,89 мН ($E\chi=23,23$ мН, $\sigma=8,13$, $n=50$) и зависит от размера крючков. Для расчета модуля эластичности (модуль Юнга) материала крючков, который является важным параметром для характеристики механических свойств, использовали математическую модель, учитывающую сложную геометрию крючков. Значения модуля эластичности крючков с основанием, выполняющим функцию сустава, и без основания существенно отличались (2,02 ГПа и 23,20 ГПа, соответственно). На основании полученных экспериментальных данных показано, что крючки с основанием лучше приспособлены для оказания сопротивления разнонаправленным внешним силам, чем крючки без суставов. Такой эффект не обнаружен ни у других растений, ни у промышленных липучек.

Ключевые слова: эпизоохория, соединения, трихомы, механические особенности, модуль упругости

E. V. Gorb

Evolutionary Biomaterials Group, Max Planck Institute for Metals Research

STRUCTURE, MECHANICAL PROPERTIES AND CONTACT SEPARATION FORCE OF THE HOOKS COVERING THE FRUIT SURFACE IN *GALIUM APARINE* L.

Diaspores (seeds and fruits) of many flowering plants are adapted to dispersal by mechanical interlocking to animal fur and feathers (epizoochory). In this study, the morphology and attachment force of fruit hooks of *Galium aparine* plants are presented. Using light and scanning electron microscopy, it is found that the hook consists of two parts, a joint-like base and a hooked cone. The latter originates from the outer layer of the pericarp and may be considered as a modified hollow unicellular trichome. Staining of resin-embedded semithin sections with safranin and fast green shows that the hook wall contains cellulose and lignin. The force ranges from 9.37 to 44.89 mN ($\chi=23.23$, $SD=8.13$, $n=50$) and depends on the hook size. To calculate the Young's modulus, a mathematical model describing the effect of the complex hook geometry was applied. The hooks with and without the base are characterised by different values of the elastic moduli: 2.02 GPa and 23.20 GPa, respectively. Experimental data show that jointed hooks are better adapted to resist forces in different directions compared with non-jointed hooks. This effect is not present in many other plant hooks and is also unknown in industrial hook-and-loop fasteners.

Key words: epizoochory, compounds, trichomes, mechanical peculiarities, elastic module