

# ДАЛЬНИЙ ТРАНСПОРТ ЖИДКОСТИ И ВОЛНОВЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПРОВОДЯЩИХ ПУТЯХ РАСТЕНИЙ

<sup>1</sup>Селезов И.Т., <sup>2</sup>Кизилова Н.Н.

<sup>1</sup>Институт гидромеханики НАН Украины, Киев

<sup>2</sup>Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, Украина

Дальний транспорт жидкости в высших растениях обеспечивается специальными проводящими путями, которые проходят от корней растений по стеблям и стволам до листьев, цветов, плодов и других органов, обеспечивая доставку воды и питательных веществ из почвы (ксилемные пути) [1]. Продукты фотосинтеза транспортируются от листьев к растущим и запасующим органам по параллельно расположенным флоэмным путям. Течение жидкостей (ксилемного и флоэмного сока) обеспечивается механическими факторами: гидростатическим и осмотическим давлением, испарением и секрецией воды, гидродинамическим взаимодействием различных подсистем и органов [2]. Механизмы транспорта жидкостей в растениях окончательно не выяснены и составляют предмет экспериментальных и теоретических исследований. В частности, активно исследуются волновые процессы, сопровождающие дальний транспорт жидкости, электрохимическая сигнализация, концентрационные волны, акустические явления и ряд других механических и биофизических процессов. Многие физические явления связаны с особенностями распространения, отражения и рассеяния волн в заполненных жидкостью трубках и пористых материалах [3–8]. Целью данной работы является обзор и систематизация экспериментальных данных и математических моделей, связанных с волновыми процессами и дальним транспортом жидкости в растениях.

**1. Строение проводящей системы и физические механизмы дальнего транспорта жидкости в высших растениях.** Проводящие пути ксилемы, образованные пучками параллельных трубок (рис.1) с диаметрами  $d \sim 10\text{--}800$  мкм, расположенными торцом к торцу (рис.2) и имеющими проницаемые стенки, обеспечивают восходящий ток жидкости от корней к верхушке растения. Движущей силой ксилемного транспорта является градиент водного потенциала  $\Psi$  (химический потенциал воды) в направлении корень–листья. Водный потенциал определяется молярной концентрацией воды  $c_w$  и растворенных в ней веществ  $c_j$  и гидростатическим давлением  $p$ :  $\Psi = \Psi(c_w, c_j, p)$ . Для определения водного потенциала используется соотношение [9]:

$$\Psi = \frac{\mu - \mu_0}{V_w}$$

где  $\mu, \mu_0$  – химические потенциалы раствора и чистой воды,  $V_w$  – парциальный молярный объем воды, который для разбавленных растворов,

подобных ксилемному соку, при заданной температуре можно положить постоянным  $V_w = 18 \text{ см}^3/\text{моль}$ .

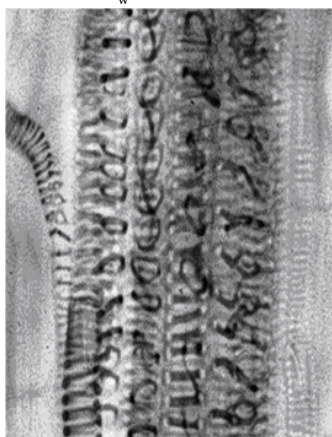


Рис.1. Пучок ксилемных сосудов со спиральным армированием стенки.



Рис.2. Цепочка ксилемных сосудов и пористый каркас клеточных стенок.

Для приращения  $d\mu$  из термодинамической формулировки можно получить [2]:

$$d\mu = (p - \sum_j d\Pi_j - d\psi_m) V_w$$

где  $\Pi_j$  – парциальное осмотическое давление, создаваемое  $j$ -й компонентой растворенного вещества,  $\psi_m$  – матричный потенциал, обусловленный взаимодействием воды с внутренней поверхностью клеточных стенок и капиллярными явлениями. Интегрирование последнего соотношения приводит к следующему выражению для водного потенциала:

$$\psi = p - \Pi - \psi_m$$

Противоположную по знаку величину  $F_s = -\psi$  называют сосущей силой растения [9]. При обсуждении возможных движущих сил дальнего транспорта жидкости в разное время рассматривались нагнетающее действие живых клеток, капиллярные силы, атмосферное давление и другие [10]. В корневой системе происходит осмотическое накачивание воды из почвы, в результате чего гидростатическое давление на нижнем конце ксилемных путей повышается. В листьях вследствие испарения жидкости давление и осмотический потенциал снижаются. Таким образом, градиент водного потенциала  $\nabla\psi$  вдоль системы ксилемных сосудов является основной движущей силой дальнего транспорта воды и растворенных в ней минеральных и органических компонент по ксилемным проводящим путям растения. Распределение величины  $\psi$  вдоль стебля, ветвей и листьев растения носит сложный характер и

определяется балансом воды в растении. Так, распределение осмотического потенциала в ксилемных сосудах и в клетках основной ткани (паренхиме) различно и варьирует в разных междуузлиях [11], что можно зафиксировать по периодическим изменениям диаметра отдельных междуузлий. Поскольку диаметр ксилемных сосудов меньше капиллярной постоянной (высота подъема жидкости в капиллярной трубке, умноженная на радиус трубки) для растительного сока, капиллярные явления играют немаловажную роль в транспорте жидкости у растений, однако, в связи с трудностями в экспериментальных измерениях, часто полагают  $\psi_m = 0$ .

Дальний транспорт углеводов – основного компонента роста растений – протекает по флоэме, состоящей из ситовидных трубок – вытянутых проводящих элементов с живым клеточным содержимым, расположенных торцом к торцу и образующих длинные трубки с пористыми поперечными перегородками – ситовидными пластинками. Флоэмный транспорт идет в направлении от фотосинтезирующих листьев к растущим листьям, цветкам, плодам и корням растения. По мере продвижения жидкости происходит обмен аминокислотами и азотистыми соединениями между ксилемными и флоэмными проводящими элементами [12]. Движущие силы флоэмного транспорта до конца не исследованы. В качестве возможного механизма была предложена гипотеза, связанная с наличием градиента концентрации осмотически активных веществ во флоэме, однако вплоть до настоящего времени взаимосвязь гидродинамических и осмотических факторов во флоэмном транспорте является предметом интенсивных исследований, в том числе в рамках моделей механики сплошных сред [13–17]. В фотосинтезирующих листьях высокая концентрация углеводов обеспечивает осмотическое накачивание воды в ситовидные трубки. В растущих органах, активно потребляющих углеводы, которые идут на синтез новых клеточных стенок и рост, низкая концентрация обуславливает малое осмотическое давление. Таким образом создается градиент гидростатического давления вдоль флоэмных путей, что обеспечивает массоперенос в направлении от источников углеводов к стокам (потребителям). В качестве дополнительных механизмов транспорта жидкости рассматриваются электроосмос, перистальтические волны в транспортных микротрубочках ситовидных пластинок, концентрационные волны [13–16].

По мере перемещения вдоль проводящего элемента, ксилемный и флоэмный сок могут перетекать в радиальном направлении, от одного элемента к другому, через пористые клеточные стенки и от клетки к клетке через специальные поры в клеточных стенках – плазмодесмы. Флоэмный сок может перемещаться вдоль ситовидных трубок в противоположных направлениях, поступая в выше- и нижерасположенные органы в соответствии с динамикой активных конкурирующих источников и стоков углеводов в фотосинтезирующем растении. Соотношение между проводимостью трубок проводящей системы в радиальном  $L_r$  и аксиальном  $L_x$  направлениях по данным измерений [18] составляет  $L_r / L_x \sim 10^{-6}$ .

Для измерения водного потенциала используют различные методы, связанные с определением давления пара  $p'$  (насыщающей концентрации  $\beta'$ ) над исследуемой испаряющей поверхностью и давлением пара  $p_0$  (насыщающей концентрации  $\beta_0$ ) над поверхностью чистой воды при тех же условиях, или же с определением концентрации водного раствора, при выдерживании в котором растительный материал не изменяет размеров или веса [2]. Криоскопический метод основан на измерении температуры замерзания исследуемого раствора и чистой воды при одинаковых термодинамических условиях [9]. Обработка результатов измерений производится на основе закона Рауля для разбавленных растворов по формуле:

$$\psi = \frac{RT}{V_w} \ln \left( \frac{\beta'}{\beta_0} \right)$$

где  $T$  – температура, которую чаще всего считают постоянной,  $R$  – газовая постоянная. При исследовании листьев растений измерение водного потенциала производится в камере давления. При этом черешок листа закрепляется в стенке камеры так, чтобы срез его находился снаружи, а листовая пластинка – внутри камеры. Давление в камере монотонно увеличивается, что приводит к обратному току воды из листа в черешок. Давление воздуха в камере, при котором на срезе черешка появляются капли воды, считается равным водному потенциалу в листе.

Эффективность дальнего транспорта жидкости определяется гидравлической проводимостью проводящих путей на единицу длины  $L_h = Q/|\nabla p|$ , где  $Q$  – объемный расход. Выражение для скорости течения при этом примет вид [9]:

$$\bar{v} = \frac{L_h}{S} (-\nabla p + \sigma \nabla \Pi + \nabla \psi_m) \quad (1)$$

где  $\sigma \in [0,1]$  – коэффициент отражения, характеризующий проницаемость стенок проводящих путей и тканей для растворенных веществ,  $S$  – площадь поперечного сечения проводящих путей. Выражение (1) может быть переписано в виде, удобном при решении задач, путем использования соотношения между осмотическим давлением  $\Pi$  и концентрацией  $C$  осмотически активных веществ с молярной массой  $M_c$  (уравнение Вант-Гоффа)  $\Pi = RTC/M_c$ . Матричная компонента движущей силы в силу трудностей в точной ее оценке редко используется при решении конкретных задач и полагается равной нулю [9]. При интенсивной транспирации жидкости осмотической компонентой потока пренебрегают по сравнению с гидростатической. Гидравлические соотношения записываются с учетом равенства объемного расхода жидкости, транспортируемой по проводящей системе и испаряемой с полной листовой поверхностью площадью  $\Sigma$  с интенсивностью  $E$ :  $Q = E\Sigma$ , откуда  $\delta p = E\Sigma / (L_{in} + L_s)$ , где  $L_{s,in}$  – сопротивление движению водяного пара со стороны слоя воздуха у наружной поверхности листовой пластинки и

внутри пластинки,  $\delta p$  – разница давления водяного пара внутри листа (на поверхности межклетных полостей) и в воздухе [19]. При этом влажность воздуха над испаряющей поверхностью внутри листа зависит от влажности воздуха в приповерхностном слое и окружающей среде и может сильно отличаться от насыщающей влажности [20]. Для решения задач при этом используются данные о скорости транспирации различных растений при разных условиях (освещенность, доступность влаги и др.).

**2. Волновые явления в растениях.** Волны давления и концентрационные волны в ксилеме, электромагнитные волны во флоэме, акустические волны в тканях растений, акустическая эмиссия схлопывающихся пузырьков при газовой эмболии проводящих путей, – все эти явления рассматриваются как возможные механизмы коммуникации в растениях. Растения непрерывно подвергаются периодическим воздействиям: освещение и нагрев, ветровая нагрузка, сезонные изменения функциональной активности и массы и другим. Растения отвечают на внешние физико-химические стимулы, они способны воспринимать гидростатическое давление и механические напряжения в тканях, гравитацию и электромагнитные волны.

Гравитропная реакция растений связана с дифференцированным удлинением клеток, образование механических тканей, обеспечивающих устойчивость растения. Помимо общепризнанного механизма гравичувствительности связанного с оседанием частиц крахмала в цитоплазме клеток (starch-statolith hypothesis), обсуждается возможная роль индуцированных гравитацией концентрационных волн [21–23]. Волновые процессы могут модифицировать перенос гормональных сигналов, которые регулируют рост и развитие растения и обеспечивают постоянную коммуникацию между его отдаленными органами [24]. Корни растений подвержены влияниям периодических изменений концентрации воды [25,26], кислорода [27], минерального состава [28] и плотности [29] почвенного раствора. Водный дефицит приводит к быстрым изменениям испарения воды, гидравлической проводимости и роста растения, что связывают с передачей химических сигналов в виде концентрационных волн, распространяющихся от корней к верхушке растения [30–32]. Экспериментально был зафиксирован быстрый ксилемный транспорт флуоресцирующего маркера, нанесенного на черешок свежесрезанного листа, к неповрежденным листьям того же растения [33]. Конвективный перенос сигнальных молекул, указывающих на дефицит воды в почве, от корней растения к листьям, изучен достаточно хорошо [34–36], но в некоторых растениях гидродинамическая сигнализация предшествует химической [37], причем как у низкорослых растений, так и у деревьев [38], причем изменение гидравлической проводимости листьев наблюдалось через несколько минут после изменения состава почвенного раствора [39], а также на другие внешние воздействия [40–43].

Электрические сигналы передаются в растениях в виде потенциала действия, который распространяется в виде одиночной волны или нескольких повторных импульсов, распространяющихся вдоль проводящих путей. Скорость распространения электрических импульсов у разных

растений варьирует от 0.2 м/с до 2 м/с [43,44]. При надрезе растения химические компоненты, выделяющиеся в месте ранения, обнаруживаются в удаленных органах и тканях, причем в их переносе можно выделить конвективный перенос со скоростью 10–15 мм/с и волновой со скоростью 300 мм/с [31].

Наличие активных механизмов транспорта и регуляции транспирации и насыщения тканей водой на уровне целого растения приводит к появлению нестационарных режимов течения. Непрерывная регистрация величины  $\psi$  при различных экспериментальных условиях показывает наличие коротко- и длинноволновых колебаний [45]. Экспериментально показано, что поглощение корнем воды из почвы и движение ксилемного сока носят автоколебательный характер [46]. Короткопериодические ( $T \sim 15\text{--}80$  мин) колебания параметров водного обмена растения при неизменных внешних условиях обнаружены для многих растений и могут быть объяснены системой обратной связи между фотосинтезом в листьях и корневым дыханием [47]. При изменении осмотического давления раствора зафиксированы связанные с изменением  $\Pi$  быстрые изменения диаметра стеблей погруженных в раствор растений [47]. Реакция растения проявлялась при малых ( $\sim 0.01$  М) изменениях концентрации  $C$  осмотически активного вещества, увеличивалась с ростом  $C$  и опережала биоэлектрическую реакцию, которая проявлялась только при  $C \sim 0.3\text{--}0.5$  М. Волна, связанная с изменением диаметра стебля, распространялась со скоростью  $v \sim 10^1\text{--}1$  м/с, значительно превышающей скорость движения жидкости  $\sim 10^4$  м/с, поэтому в качестве возможного механизма столь быстрой реакции рассматривалось распространение волн в системе, состоящей из заполненного жидкостью пористого каркаса проводящих путей растения [48].

Гидродинамические явления, связанные с распространением волн по проводящим путям и связанным с ними пористым каркасам основной ткани растений, остаются практически не исследованными к настоящему времени. Вместе с тем, многие экспериментаторы предлагают те или иные гидродинамические явления для объяснения наблюдавшихся феноменов, связанных, например, с восстановлением проводимости ксилемы после газовой эмболии путем вытеснения воздушного пузырька в смежные с проводящими путями области [49,50]. Схлопывание пузырьков приводит к появлению акустических волн, распространяющихся по проводящей системе растения. В частности, при замораживании срезанного растения или его частей можно зафиксировать появление акустической эмиссии, интенсивность которой возрастает при увеличении насыщенности образца водой и появляется при  $T = -14.5\text{--}4.5$  °С [51–53]. Поскольку эмболизация сосудов может быть создана искусственно на заданном участке проводящей системы [54], параметры эмиссии могут использоваться для определения характеристик материала (древесины) после решения соответствующей обратной задачи [51,52].

Акустическая эмиссия сопровождает также эмболизацию проводящих путей при резкой дегидратации растительных материалов [55]. При этом величина водного потенциала, вызывавшего кавитацию газовых пузырьков

в ксилемных путях листа растений составила  $\psi = -0.94 \pm 0.09$  МПа, что отмечалось по резкому увеличению интенсивности  $I_a$  акустической эмиссии (с выходом кривой  $I_a(\psi)$  на насыщение при  $\psi \sim -(1.4-1.6)$  МПа).

Исследование подобных вопросов крайне актуально, поскольку задача об определении параметров древесины, важных для ее промышленной заготовки, без предварительного повреждения растения (неинвазивные методы), в настоящее время однозначно не решена. При этом полезную информацию можно было бы получить на основании исследования характеристик распространения акустических волн по стволу (стеблю) растения. Аналогичные неразрушающие методы (ультразвуковая дефектоскопия) широко используются в медицине для исследования структуры костей и диагностики, причем основаны они на моделях механики сплошных сред, где кость рассматривается как твердый пористый материал, насыщенный жидкостью [56]. Известен также и обратный феномен – возникновение акустических колебаний в ответ на механическое нагружение кости [57]. Поскольку древесина также относится к классу пористых водонасыщенных твердых биологических материалов, имеет смысл рассмотреть аналогичные феномены, связанные с распространением волн в материале и проводящей системе. С точки зрения механики растительные материалы представляют собой двухфазные сплошные среды, состоящие из упругодеформируемого пористого каркаса клеточных стенок и заполняющей поры каркаса несжимаемой вязкой жидкости [58,59]. Наличие проводящих элементов, ориентированных продольно (в корнях растений), продольно и радиально (в стволах и побегах) или образующих сложные разветвленные водопроводящие системы (в листьях и стеблях) [16, 59–62] обуславливает определенный тип анизотропии материала, который может быть выявлен путем измерения акустических параметров материала. Известно, что под действием сильной ветровой нагрузки происходит закручивание стволов и ветвей деревьев, растущих в открытой местности, и вместо продольных образуются спирально закрученные проводящие элементы (spiral grooves), которые определяют винтовую анизотропию [63]. Древесина таких растений непригодна для промышленного использования и наличие такого типа анизотропии может быть выявлено с помощью акустических методов.

Регистрация параметров отраженных и поглощенных растительным материалом акустических волн позволяет выявить наличие личинок [64] и уровень деградации материала [65]. Живущие на растениях организмы используют акустические сигналы для коммуникации, и при исследовании этих явлений также возникают задачи о распространении специфических акустических сигналов в водонасыщенных пористых материалах [66]. Исследование волновых явлений, возникающих при циклически меняющемся внешнем давлении, приложенном к корневой системе растения в камере давления (т.н. воздушная бомба) позволит предложить новые методики определения структуры и функций растительных тканей [67].

Для исследования гидравлической сигнализации и волновых явлений в растениях предложены различные математические модели.

**3. Математические модели движения жидкостей в растениях.** Наиболее простые модели движения жидкости в стеблях и стволах растений связаны с *одномерным движением* вязкой несжимаемой жидкости по последовательной системе камер (трубок) с различными гидравлическими сопротивлениями  $Z = Z_1 + iZ_2$ , где  $Z_1$  и  $Z_2$  характеризуют, соответственно, резистивные и емкостные характеристики трубок, описывающие их сопротивление течению жидкости и способность накапливать транспортируемую жидкость за счет радиального притока–оттока. Подобные гидродинамические модели используются для описания движения ксилемного сока по вытянутым неразветвленным проводящим путям корней и стеблей растений [68].

Для обработки результатов измерений гидравлических характеристик стволов, веток, стеблей, корней, черешков и цельных листовых пластинок, используется представление о стационарном течении жидкости и формула Пуазейля в виде:

$$Q = |\nabla p| L_h, \quad L_h = \frac{\pi R^4}{8\eta L}$$

где  $R$  и  $L$  – радиус и длина проводящего элемента, рассматриваемого как цилиндр кругового сечения,  $\eta \sim 1.01$  сПз – вязкость растительного сока. Гидравлическая проводимость проводящих путей, рассчитанная по этой формуле, согласуется с результатами многочисленных измерений [69]. Для одиночной трубки наличие пористых поперечных пластинок в ксилеме и ситовидных полей во флоэме может быть учтено путем использования в формуле Пуазейля вместо  $L_h$  величины  $L'_h = L_h / \varepsilon$ , причем для флоэмной трубки  $\varepsilon = 24$  [13], для ксилемы лиан  $\varepsilon = 2.04$  [69].

В простейших гидродинамических моделях ксилема растения часто рассматривается в виде вертикальной трубки кругового сечения с непроницаемыми стенками (рис.4). Система уравнений, описывающая стационарное движение жидкости в связанной с трубкой цилиндрической системе координат, имеет вид:

$$\frac{\partial v_x}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial p}{\partial r} = 0, \quad -\frac{\partial p}{\partial x} + \eta \frac{\partial^2 v_x}{\partial x^2} - \rho g = 0$$

где  $\rho, g$  – плотность жидкости и ускорение свободного падения. Граничные условия суть

$$v_x|_{r=R} = 0, \quad 2\pi \int_0^R v_x r dr = Q, \quad p|_{x=0} = P^+, \quad p|_{x=L} = P^-$$

где  $P^\pm$  – давление на нижнем и верхнем концах трубки, которые можно считать постоянными при заданных внешних условиях, а можно связать с дополнительными параметрами, описывающими стационарный поток жидкости на границах почва–корень и лист–воздух.



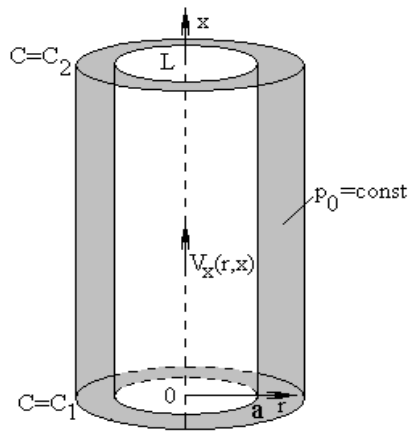


Рис.3. Проводящий элемент, окруженный растительным материалом.

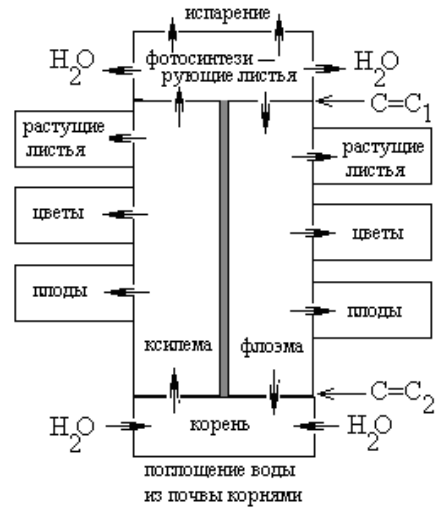


Рис.4. Схема дальнего транспорта жидкостей в растении.

Замкнутая система уравнений модели осевого течения растительного сока по цилиндрической флоэмной трубке представлена уравнениями баланса массы и импульсов:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial \rho V_x}{\partial x} = 0,$$

$$\frac{\partial V_x}{\partial t} + V_x \frac{\partial V_x}{\partial x} = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial p}{\partial x} + \nu \left( \frac{\partial^2 V_x}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial V_x}{\partial r} + \frac{\partial^2 V_x}{\partial x^2} \right) \quad (2)$$

и уравнением диффузии для растворенной компоненты с концентрацией C:

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (V_x C) = 0 \quad (3)$$

Для замыкания системы (2)–(3) используется представление о динамическом равновесии между гидростатическим  $p$  и осмотическим  $\Pi$  давлением в трубке и гидростатическим давлением  $p_0$  в окружающих тканях (рис.3)

$$p = \Pi + p_0 \quad (4)$$

а также уравнением Вант-Гоффа для осмотического давления в разбавленном растворе

$$\Pi = \frac{RT}{M_c} C \quad (5)$$

где  $M_c$  – молярная масса углеводов. На базе приведенной модели исследовалось стационарное течение флоэмного сока для случая  $R/L \ll 1$ ,  $V_x = V_x(t, r)$  [13] и распространение малых возмущений [15] как

возможный механизм быстрой коммуникации и передаче информации в растениях [70]. Численные расчеты по (2)–(5) с использованием параметров, характерных для растительных тканей, показали, что скорость распространения возмущений лежит в диапазоне 20–60 м/с, что согласуется с данным экспериментальных измерений [46–48].

Осреднение уравнений (2)–(5) по координате приводит к нульмерной модели, интегрирование уравнений которой позволяет получить соотношения между давлением, объемным расходом и концентрацией осмотически активных веществ в различные моменты времени.

Для *осесимметричного движения* однородной вязкой несжимаемой жидкости в цилиндрическом проводящем элементе обобщение системы (2)–(5) имеет вид:

$$\frac{1}{r} \frac{\partial V_r}{\partial r} + \frac{\partial V_x}{\partial x} = -q \quad (6)$$

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial r}(V_r C) + \frac{\partial}{\partial x}(V_x C) = 0 \quad (7)$$

$$\frac{\partial V_r}{\partial t} + V_r \frac{\partial V_r}{\partial r} + V_x \frac{\partial V_r}{\partial x} = -\frac{RT}{\rho M_c} \frac{\partial C}{\partial r} + \nu \left( \frac{\partial^2 V_r}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial V_r}{\partial r} - \frac{V_r}{r^2} + \frac{\partial^2 V_r}{\partial x^2} \right) \quad (8)$$

$$\frac{\partial V_x}{\partial t} + V_r \frac{\partial V_x}{\partial r} + V_x \frac{\partial V_x}{\partial x} = -\frac{RT}{\rho M_c} \frac{\partial C}{\partial x} + \nu \left( \frac{\partial^2 V_x}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial V_x}{\partial r} + \frac{\partial^2 V_x}{\partial x^2} \right) \quad (9)$$

где  $q$  – скорость оттока жидкости в окружающие проводящий элемент ткани.

Для исследования транспорта жидкости в целом растении модель (6)–(9) является более реалистичной, поскольку по мере продвижения жидкости по проводящей системе часть ее оттекает через проницаемую стенку проводящих элементов в окружающие пористые ткани, где она поглощается растущими клетками и испаряется в окружающую среду (рис.4). Одна из вариаций модели (6)–(9), связанная с заменой (8)–(9) уравнениями фильтрации жидкости в пористом растительном материале, была исследована в [71].

Общая *трехмерная постановка* связанной задачи о движении жидкости по трубкам с пористыми стенками и дальнейшей ее фильтрации в окружающем трубку пористом материале была предложена в [72]. При этом произвольный объем материала можно представить как совокупности взаимосвязанных микроциркуляторных ячеек, образованных отдельным проводящим элементом и окружающим его объемом пористого материала, в котором транспорт жидкости и растворенных компонент обеспечивается этим проводящим элементом.

Для определенности выберем декартову систему координат  $(x, y, z)$  и будем считать, что проводящий элемент и пористый материал занимают области  $V_I = \{x \in [0, L], y \in [-a, a], z \in [-h, h]\}$  и  $V_{II} = \{x \in [0, L], y \in [-H, -a] \cup [a, H], z \in [-h, h]\}$ . Математическая модель включает уравнения неразрывности, закон Дарси и уравнения

диффузии для концентраций  $C, b$  растворенного вещества в областях  $V_I$  и  $V_{II}$  соответственно:

$$\frac{\partial U}{\partial x} + \frac{\partial V}{\partial y} + \frac{\partial W}{\partial z} = 0$$

$$U = -\frac{K_x}{\mu} \frac{\partial P}{\partial x}, \quad V = -\frac{K_y}{\mu} \frac{\partial P}{\partial y}, \quad W = -\frac{K_z}{\mu} \frac{\partial P}{\partial z} \quad (10)$$

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(CU) + \frac{\partial}{\partial y}(CV) + \frac{\partial}{\partial z}(CW) = D_c \left( \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} \right)$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0$$

$$u = -\frac{k_x}{\mu} \left( \frac{\partial p}{\partial x} - \zeta \frac{\partial \pi}{\partial x} \right), \quad v = -\frac{k_y}{\mu} \left( \frac{\partial p}{\partial y} - \zeta \frac{\partial \pi}{\partial y} \right), \quad w = -\frac{k_z}{\mu} \left( \frac{\partial p}{\partial z} - \zeta \frac{\partial \pi}{\partial z} \right) \quad (11)$$

$$\frac{\partial b}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(bu) + \frac{\partial}{\partial y}(bv) + \frac{\partial}{\partial z}(bw) = D_b \left( \frac{\partial^2 b}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 b}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 b}{\partial z^2} \right) - q_b$$

где  $(U, V, W)$  и  $(u, v, w)$  – компоненты скорости движения воды,  $P, p$  – гидростатические давления,  $(K_x, K_y, K_z)$  и  $(k_x, k_y, k_z)$  – проницаемость в направлении соответствующей оси координат для областей  $V_I$  и  $V_{II}$ ;  $\pi$  – осмотическое давление в области II;  $\mu$  – вязкость; где  $D_{b,c}$  – коэффициенты диффузии растворенного вещества в средах;  $q_b$  – скорость поглощения растворенного вещества клетками;  $\zeta$  – коэффициент избирательности, характеризующий проницаемость для растворенного вещества. Для проницаемой стенки  $\zeta = 0$  и течение жидкости определяется только гидростатическими факторами. Для непроницаемой стенки  $\zeta = 1$  и осмотические механизмы значимы наравне с гидродинамическими.

Краевые условия задачи (10)–(11) включают условия непротекания на границах материала, условия непрерывности скорости и давления на границе проводящий элемент – пористый материал, испарение воды с внешней поверхности ячейки, значения концентраций и давлений на входе и выходе из проводящего элемента:

Область  $V_I$ :

$$x = 0: \quad C = C^+, \quad P = P^+$$

$$x = L: \quad C = C^-, \quad P = P^-$$

$$z = 0; \quad y = 0: \quad V = 0, \quad W = 0 \quad (12)$$

$$y = \pm a: \quad U = 0, \quad W = 0, \quad V = \pm V_f, \quad V_f = \zeta_l (P - p - \zeta_s (\Pi - \pi))$$

$$z = \pm h: \quad W = \varepsilon_{\pm}^I$$

$$t = 0: \quad C = C_0(x, y, z)$$

$$\begin{aligned}
\text{Область } V_{II}: \quad x=0; L: \quad & \frac{\partial b}{\partial x} = 0, \quad \frac{\partial p}{\partial x} = 0 \\
y = \pm H: \quad & \frac{\partial b}{\partial y} = 0, \quad \frac{\partial p}{\partial y} = 0 \\
z = \pm h: \quad & w = \varepsilon_{\pm}^{II}, \quad \frac{\partial b}{\partial z} = 0 \\
t = 0: \quad & b = b_0(x, y, z)
\end{aligned} \tag{13}$$

где  $V_f$  – скорость оттока жидкости из области  $V_I$  в область  $V_{II}$  через общую поверхность  $y = a$ ,  $\varepsilon^I$  и  $\varepsilon_{\pm}^{II}$  – скорости испарения на поверхностях областей  $V_I$  и  $V_{II}$ ,  $C_0(x, y, z)$  и  $b_0(x, y, z)$  – известные начальные распределения растворенного вещества а областях  $V_I$  и  $V_{II}$ ,  $C^{\pm}$  – концентрации в начальном и конечном сечениях проводящего элемента,  $\xi_1$  – проницаемость стенки проводящего элемента для воды,  $\zeta_s$  – коэффициент отражения, соответствующий проницаемости стенки для растворенных веществ,  $\Pi$  – осмотическое давление в области  $V_I$ .

Зависимости  $\varepsilon^I, \varepsilon_{\pm}^{II}, q_b$  от своих параметров должны быть заданы на основе соотношений (2)–(5) и эмпирических данных и удовлетворять условиям баланса потоков поступающей и испаряемой жидкости, поступающего и поглощенного клетками растворенного вещества:

$$\begin{aligned}
\int_{-h}^h dz \int_{-a}^a (U^+ - U^-) dy &= \int_{-a}^a dy \int_0^L \varepsilon^I dx + 2 \int_a^H dy \int_0^L (\varepsilon_+^{II} + \varepsilon_-^{II}) dx \\
\int_{-h}^h dz \int_{-a}^a (C^+ U^+ - C^- U^-) dy &= 2 \int_{-h}^h dz \int_a^H dy \int_0^L q_b dx
\end{aligned} \tag{14}$$

Путем осреднения (10)–(14) по координатам можно получить последовательно плоскую, одномерную и нульмерную модели. Решение задачи (10)–(14) в разных постановках в применении к транспорту жидкости в листьях растений было исследовано в [72–76]. Было показано, что модель (10)–(14) хорошо описывает и качественно, и количественно те особенности транспорта жидкости, которые зафиксированы в экспериментах с растениями, включая распространение волн [1,2,9,46–48,68].

**4. Выводы.** Таким образом, волновые процессы играют немаловажную роль в физиологии растений, обеспечивая дальний транспорт жидкости на расстояния, сравнимые с размером растения. Волны, распространяющиеся вдоль ксилемных и флоэмных проводящих путей растения, заполненных растительным соком, могут служить для коммуникации между различными удаленными органами растения и переносе информации в виде концентрационных волн. Акустические сигналы, генерируемые в растениях при схлопывании кавитационных пузырьков, могут служить источником информации о состоянии проводящих путей растения. Акустические сигналы, создаваемые обитающими на растениях животными и

передаваемые через древесину, используются для коммуникации, а исследование закономерностей распространения и поглощения волн в тканях растений позволит понять акустические механизмы коммуникации. Поскольку параметры распространяющихся и поглощенных акустических сигналов зависят от типа анизотропии растительной ткани и степени ее насыщенности водой, то перспективными для практических приложений являются методы неразрушающего акустического контроля структуры и качества древесины. Наиболее перспективными для дальнейших исследований являются подходы механики сплошной среды, в рамках которой движение жидкости по крупным проводящим элементам рассматривается как движение жидкости по каналам с проницаемыми стенками, в по мелким проводящим путям – как фильтрация жидкости в пористой, в общем случае, анизотропной среде. Поскольку транспорт жидкости в растениях определяется гидравлическими и осмотическими факторами, то в уравнения модели могут входить нелинейные слагаемые, описывающие испарение жидкости и осмотическое давление в концентрированном флоэмном соке, поэтому в таких моделях можно исследовать различные типы нелинейных колебаний давления, скорости течения и концентрации растворенных веществ.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Раздорский В.Ф. Архитектоника растений. М.:Советская наука. – 1955. – 432с.
2. Слейчер Р. Водный режим растений. – М.:Мир. 1970.
3. Селезов И. Т. Моделирование волновых и дифракционных процессов в сплошных средах. – Киев: Наукова Думка. – 1989. – 204 с.
4. Гринченко В.Т., Мелешко В.В. Гармонические колебания и волны в упругих телах. Киев: Наук. думка. – 1981. – 283с.
5. Селезов И.Т., Кривонос В.Г., Яковлев В.В. Рассеяние волн локальными неоднородностями в сплошных средах. – Киев: Наукова думка. – 1985 – 136 с.
6. Григолюк Э.И. Селезов И.Т. Неклассические теории колебаний стержней пластин и оболочек. М.: ВИНТИ, 1973, 272 с.
7. Селезов И.Т., Звонарева О.В. Распространение импульса давления в цилиндрической оболочке с жидкостью при различных условиях закрепления. // Мат. методи та фіз.-мех. поля. — 2003. —т. 46, N 2. — С. 62–68.
8. Селезов И.Т., Кузнецов В.Н., Звонарева О.В. Распространение импульса давления в упругой полубесконечной коаксиальной цилиндрической оболочке с жидкостью. // Мат. методи та фіз.-мех. поля. — 2007. — т.50, N 2. — С. 113–119.
9. Жолкевич В.Н., Гусев Н.А., Капля А.В. и др. Водный обмен растений. М.:Наука. – 1989. – 256 с.
10. Greenidge K.N.H. Ascent of sap. //Annu. Rev. Plant Physiol. – 1957. – v.8. – P.237–256.

11. Зялалов А.А. Состояние воды и автокорреляционный анализ объемных колебаний стебля по междоузлиям. // Доклады АН СССР. – 1981. – С.247–251.
12. Geßler A., Weber P., Schneider S., Rennenberg H. Bidirectional exchange of amino compounds between phloem and xylem during long-distance transport in Norway spruce trees (*Picea abies* [L.] Karst) // J. Experim. Botany. – 2003. – Vol. 54, N 386. – P.1389–1397.
13. Henton S.M., Greaves A.J., Piller G.J., Minchin P.E. Revisiting the Munch pressure–flow hypothesis for long-distance transport of carbohydrates: modelling the dynamics of solute transport inside a semipermeable tube // J. Experim. Bot. – 2002. – v.53, N373. – С.1411–1419.
14. Thompson M.W. Scaling phloem transport: Elasticity and pressure–concentration waves. // J. Theor. Biol. – 2005. – v.236. – P.229–241.
15. Kizilova N.N., Posdnyak L.O. Biophysical mechanisms of long-distance transport of liquids and signaling in high plants. // Biophysical Bulletin. 2005. – N1(15). – P.99–103.
16. Kizilova N. Long-distance liquid transport in plants. // Proc. Estonian Acad. Sci. Ser. Phys. Math. – 2008. – v.57, N3. P.179–203.
17. Kizilova N. Wave propagation in the conducting systems of plants // Proceedings of the Sixth Plant Biomechanics Conference. Ed.: Bernard Thibaut. – 2009. – P. 148–155.
18. Tyree M.T., Dixon M.A. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L. Ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured. // Plant Physiology. – 1983. – v.72. – P.1094–1099.
19. Pachepsky L.B., Ferreyra R.A., Collino D., Acock B. Transpiration rates and leaf boundary layer parameters for peanut analyzed with the two-dimensional model 2D-leaf // Biotronics. – 1999. – v.28. – P.1–12.
20. Егоров В.П., Карпушкин Л.Т. Экспериментальное исследование и моделирование взаимосвязи кинетических параметров водообмена листа // Физиология растений. – 1990. – т.37, №6. – с.1104–1112.
21. Wagner O.E. Anisotropy of wave velocities in plants: gravitropism. // Physiol. Chem. Phys. Medical NMR. – 1996. – v.28. – P.173–186.
22. Wagner O.E. A plant's response to gravity as a wave phenomenon. // J. Gravit. Physiol. – 1999. – v.6. – P.17–18.
23. Wagner O.E. Plants respond to gravity with gravity related waves. // J. Gravit. Physiol. – 2007. – v.14. – P.119–120.
24. Mouchel C.F., Leyser O. Novel phytohormones involved in long-range signalling. // Current Opinion in Plant Biol. – 2007. – v.10. – P.473–476.
25. Davies W.J., Wilkinson S., Loveys B. Stomatal control by chemical signalling and exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. // New Phytologist – 2002. – v.153. – P.449–460.
26. Wilkinson S., Davies W.J. ABA-based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants. // Plant Cell Envir. – 2002 – v.25. – P.195–210.
27. Drew M.C., Webb J., Saker L.R. Regulation of K<sup>+</sup> uptake and transport to the xylem in barley roots; K<sup>+</sup> distribution determined by electron probe X-ray

- microanalysis of frozen-hydrated cells. // *J. Exp. Botany* – 1990. – v.41. – P.815–825.
28. Schachtman D.P., Shin R. Nutrient sensing and signaling: NPKS. // *Ann. Rev. Plant Biol.* – 2007. – v.58. – P.47–69.
29. Masle J., Farquhar C.D. Effects of soil strength on the relation of water-use efficiency and growth to carbon isotope discrimination in wheat seedlings. // *Plant Physiology.* – 1988. – v.86. – P.32–38.
30. Jones H.G. Interaction and integration of adaptive responses to water stress: the implication of an unpredictable environment. // *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* Turner, N.C. and P.J. Kramer, Ed. Wiley, New York. 1980. – P.353–365.
31. Malone M. Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L. // *New Phytologist.* – 1994. – v.128. – P.49–56.
32. Schachtman D.P., Goodger J.Q.D. Chemical root to shoot signalling under drought. // *Trends Plant Sci.* – 2008. – v.13. – P.281–287.
33. Hlaváčková V., Nauš J. Chemical signal as a rapid long-distance information messenger after local wounding of a plant? // *Plant Signal. Behav.* – 2007. – v.2. – P.103–105.
34. Croker J.L., Williard T.W., Auge R. Stomatal sensitivity of six temperate, deciduous tree species to non-hydraulic root-to-shoot signalling of partial soil drying. // *J. Experim. Botany* – 1998. – v.49. – P.761–774.
35. Stikic R., Popovic S., Srdic M., et al Partial root drying: a new technique for growing plants that saves water and improves the quality of fruit. *Bulgarian // J. Plant Physiol.* – 2003. – Special Issue. p.164–171.
36. Telewski F.W. A unified hypothesis of mechanoperception in plants. // *Amer. J. Bot.* – 2006. – v.93. – P.1466–1476.
37. Christmann A., Weiler E.W., Steudle E., Grill E. A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. // *Plant Journal.* – 2007. – v.52. – P.167–174.
38. Jia, W., Zhang J. Stomatal movements and long-distance signaling. // *Plant Signal. Behav.* – 2008. – v.3. – P.772–777.
39. Fuchs E.E., Livingston N.J. Hydraulic control of stomatal conductance in Douglas fir and alder seedlings. // *Plant Cell Envir.* – 1996. – v.19. – P.1091–1098.
40. Pieterse C.M.J., Schaller A., Mauch-Mani B., Conrath U. Signaling in Plant Resistance Responses: Divergence and Cross-Talk of Defense Path. // *Multigenic and Induced Systemic Resistance in Plants.* Springer, N.-Y. – 2006 – P.166–196.
41. Gowing D.J.G., Jones H.G., Davies W.J. Xylem-transported abscisic acid: the relative importance of its mass and its concentration in the control of stomatal aperture. // *Plant Cell Envir.* – 1993. – v.16. – P.453–459.
42. Suárez-López P. Long-range signalling in plant reproductive development. // *Intern. J. Dev. Biol.* – 2005. – v.49. – P.761–771.
43. Mwesigwa J., Collins D.J., Volkov A.G. Electrochemical signalling in green plants: effects of 2,4-dinitrophenol on variation and action potentials in soybean. // *Bioelectrochemistry.* – 2000. – v.51. – P.201–205.

44. Wagner E. Hydro-electrochemical integration of the higher plant – basis for electrogenic flower induction. // *Communication in Plants. Neuronal Aspects of Plant Life*. Baluska R, Mancuso S., Volkmann D. (eds.) Springer. – 2005. – P.369–389.
45. Nardini A., Tyree M.T., Salleo S. Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics // *Plant Physiol.* – 2001. – v.125. – P.1700–1709.
46. Лазарева Н.П., Борисова Т.А., Жолкевич В.Н. Об автоколебательном характере нагнетающей деятельности корневой системы *Zea Mays* L. // *Доклады АН СССР*. – 1986. – т. 289, № 3. – С.761–764.
47. Карманов В.Г., Лялин О.О., Мамулашвили Г.Г. и др. Динамика водного обмена высшего растения и ее информационная роль // *Физиол. и биохим. культурных раст.* – 1974. – т.6, N1. – С.69–75.
48. Карманов В.Г., Мелешенко С.Н. Механизм автоколебаний водного обмена в растении // *Биофизика*. – 1982. – т.27, N1. – С.144–149.
49. Zwieniecki M.A., Melcher P.J., Holbrook N.M. Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus Americana* // *J. Experim. Bot.* – 2001. – v.52, N355. – p.257–264.
50. Zwieniecki M.A., Melcher P.J., Holbrook N.M. Hydrogel Control of Xylem Hydraulic Resistance in Plants. // *Science* – 2001. – v.291. – P.1059–1062.
51. Kikuta S.B., Lo Gullo M.A., Nardini A. et al Ultrasound acoustic emissions from dehydrating leaves of deciduous and evergreen trees. // *Plant, Cell Envir.* – 1997. – v.20. – P.1381–1390.
52. Kikuta S. B., Richter H. Ultrasound acoustic emissions from freezing xylem // *Plant, Cell Envir.* – 2003. – v.26, N3. – P.383–388.
53. Kikuta S. B. Ultrasound acoustic emissions from bark samples differing in anatomical characteristics. // *Phyton*. – 2003. – v.43. – P.161–178.
54. LoGullo M. A., Zhang S., Kikuta S. B., Richter H. Xylem embolization by the pressure collar in *Salix viminalis* L.: sites for embolization and ultrasound acoustic emission. // *Plant biosystems*. – 1997. – v.131. – p.25–34.
55. Nardini A., Salleo S. Effects of the experimental blockage of the major veins on hydraulics and gas exchange of *Prunus laurocerasus* L. Leaves // *J.Exp.Botany*. – 2003. – v. 54, N385. – P.1213–1219.
56. Tissue characterization with ultrasound. v.1,2. Boca Raton, Fla.: CRC Press. – 1986.
57. Thomas I.M., Evans J.H. Acoustic emission from vertebral bodies // *J.Mater.Sci.Lett.* – 1988. – v.7. – P.267–269.
58. Кантор Б.Я., Кизилова Н.Н. Механика растущего биологического континуума // *Доповіди НАН України*. – 2003. – №2. – С.56–60.
59. Кизилова Н.Н. Транспортная система и рост листа. // *Современные проблемы биомеханики. Механика роста и морфогенеза*. – М.:Изд-во Московского университета. – 2000. – С.379–405.
60. Kizilova N.N. Construction principles and control over transport systems organization in biological tissues // *International Conference "Physics and Control" Proceedings*. Eds. A.L.Fradkov and A.N.Churilov. St.Petersburg, Russia, Vol.1. – 2003. – P.303–308



61. Kizilova N.N. Computational approach to optimal transport network construction in biomechanics. // *Lecture Notes in Computer Science*. – 2004. – v.3044. – P.476–485.
62. Кизилова Н.Н. Гидравлические свойства ветвящихся трубопроводов с проницаемыми стенками // *Приклад. Гидромех.* – 2003. – т.5(77). – С.28–35.
63. Leelavanichkul S., Cherkaev A. Why the grain in tree trunks spirals: a mechanical perspective. // *Struct. Multidisc. Optimiz.* – 2004. – v.28, N2–3. – P.127–135.
64. Mankin R.W., Weawer D.K., Grieshop M. et al Acoustic System for Insect Detection in Plant Stems: Comparisons of *Cephus cinctus* in Wheat and *Metamasius callizona* in *Brorneliad*. // *J. Agric. Urban Entomol.* – 2004. – v.21, N4. – P.239–248
65. Jhang K.-Y., Kim K-Ch. Evaluation of material degradation using nonlinear acoustic effect. // *Ultrasonics*. – 1999. – v.37,N1. – P.39–44.
66. Casas J., Magal Ch., Sueur J. Dispersive and non-dispersive waves through plants: implications for arthropod vibratory communication. // *Proc. R. Soc. Ser.B.* – 2007. – v.274, N1613. – P. 1087–1092.
67. Wei C., Tyree M.T., Bennink J.P. The transmission of gas pressure to xylem fluid pressure when plants are inside a pressure bomb // *J. Experim. Bot.* – 2000. – v.51, N343. – P.309–316
68. Анисимов А.В., Егоров А.Г. Оценка скорости аксиального тока воды по симпласту цепи клеток растения из величины коэффициента квазидиффузии // *Биофизика*. – 1992. – т.37, N2. – С.335–340.
69. Ewers F.W., Fisher J.B., Chiu S.T. Water transport in the Liana *Bauhinia fassoglensis* (Fabaceae) // *Plant.Physiol.* – 1989. – v.91. – P.1625–1631.
70. Burdon-Sanderson J. Note on the electrical phenomena which accompany stimulation of the leaf of *Dionaea muscipula*. // *Proc. Royal Soc. London.* – 2007. – v.21. – P.495–496.
71. Aumann C.A., Fordz E.D. Modeling Tree Water Flow as an Unsaturated Flow through a Porous Medium // *J. Theor. Biol.* – 2002. – v.219. – P.415–429.
72. Кизилова Н.Н. Фильтрация жидкости в микроциркуляторной ячейке листа растения. Квазиодномерная модель. // *Прикл. гидромех.* – 2005. – т.7, N2. – С.33–43.
73. Кизилова Н.Н. Фильтрация жидкости в тканях листа растения: Модель с сосредоточенными параметрами. // *Динамич. системы.* – 2005. – N19. – С.37–43.
74. Кізілова Н.М. Рух в'язкої рідини в мікроциркуляторній комірці листків рослин та параметри оптимальної коміррки // *Вісник Київського університету. Сер. Фізико-математичні науки.* – 2003. – N5. – С.54–59.
75. Кизилова Н.Н., Столкинер М.Г. Исследование транспорта жидкости и структуры оптимальной микроциркуляторной ячейки // *Проблемы бионики.* – 2002. – N 57. – С.103–108.
76. Kizilova N.N. Transport of fluids in plant leaves: movement through the porous media with distributed sources // *International conference "Physics of liquid matter: modern problems"*. – Kyiv. – 2001. – P.182.