

## ВЛИЯНИЕ ПРОНИЦАЕМОСТИ ПОЯСКОВ КАСПАРИ ДЛЯ ВОДЫ И РАСТВОРЕННЫХ ВЕЩЕСТВ НА ВЕЛИЧИНУ КОРНЕВОГО ДАВЛЕНИЯ: МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

С.А. Логвенков<sup>1, 2</sup>, А.А. Штейн<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Кафедра высшей математики Национального исследовательского университета «Высшая школа экономики», Россия, 101000, Москва, ул. Мясницкая, д. 20, e-mail: logv@bk.ru

<sup>2</sup> Институт механики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Россия, 117899, Москва, Мичуринский проспект, 1, stein@imec.msu.ru

**Аннотация.** Проведено математическое моделирование с целью изучения влияния проницаемости поясков Каспари по отношению к воде и растворенным веществам на формирование корневого давления. Показано, что давление в сосудах ксилемы, приводящее к остановке вытекания жидкости на срезе корня (корневое давление), уменьшается при увеличении проводимости поясков Каспари по отношению к растворенным веществам при фиксированной гидравлической проводимости. Однако если пояски Каспари проницаемы только для воды и непроницаемы для растворенных веществ, то изменения корневого давления не наблюдаются.

**Ключевые слова:** поглощение воды корнем растения, многофазные среды, транспортные процессы, корневое давление.

### ВВЕДЕНИЕ

Транспортная система высших растений, предназначенная для переноса на большие расстояния воды и растворенных в ней веществ, образована двумя различающимися как по составу переносимых растворов, так и по направлению течения специализированными проводящими тканями, называемыми флоэмой и ксилемой. По сосудам флоэмы сахара, образующиеся в результате фотосинтеза в листьях, переносятся преимущественно вниз к местам их запасания. Перенос воды и неорганических соединений, поглощаемых корнями растений, к местам испарения происходит по сосудам ксилемы. Радиальное перемещение воды и растворенных в ней веществ из почвы или из внешнего раствора через различные ткани корня к сосудам ксилемы приводит к созданию корневого давления и подъему воды на значительную высоту. Полное понимание механизмов формирования корневого давления и функций различных структур корня в этом процессе отсутствует. Обсуждаемые гипотезы в основном касаются локализации активных ионных насосов в различных структурах корня, свойств клеточных мембран и основных путей радиального переноса жидкости внутри корня.

Рассмотрим основные анатомические особенности радиального строения корня растения. Типичная схема представлена на рис. 1. Наружный слой клеток, называемый эпидермисом, в молодых корнях специализирован как абсорбирующая ткань и обычно

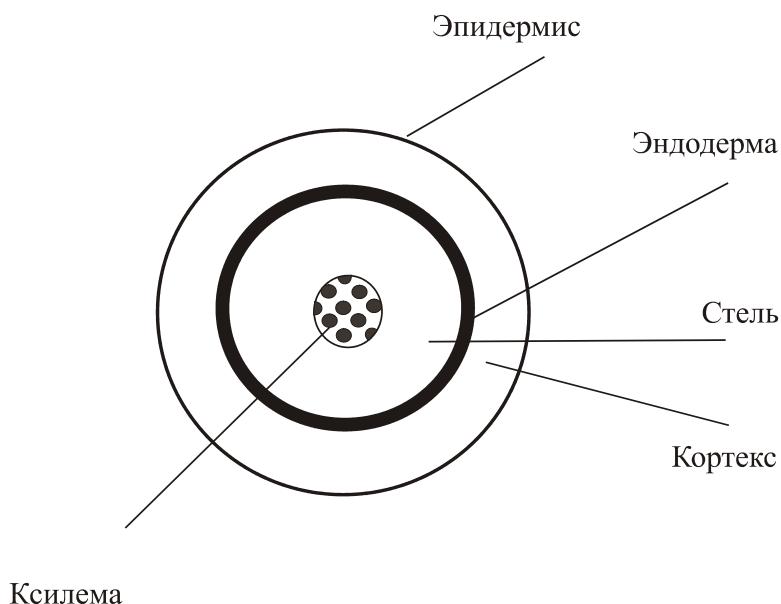


Рис. 1. Схема радиального строения корня

несет корневые волоски, значительно увеличивающие поглощающую поверхность корня. Далее вглубь можно выделить слой клеток паренхимы коры, выполняющих транспортную функцию и функцию запасания веществ, а также клетки стели, отделенные от коры слоем эндодермы. Во внутренней области стели содержатся проводящие элементы ксилемы. Эндодермальные клетки имеют так называемые пояски Каспари, образованные утолщениями клеточных стенок. Практически нет данных, касающихся транспортировки воды и растворенных веществ через пояски Каспари, однако считается, что они являются непроницаемым барьером для радиального передвижения растворенных веществ по клеточным стенкам и межклеточному пространству (апопластный путь передвижения), оставляя возможность двигаться только путем перетекания из внутреннего объема одной клетки во внутренний объем другой по соединяющим их канальцам – плазмодесмам (симпластный транспорт).

Насколько пояски Каспари непроницаемы для воды, остается до конца не выясненным. Считается, что они по крайней мере создают значительное сопротивление апопластному потоку воды, а во многих случаях высказывается мнение о их полной непроницаемости. Возможные пути апопластного и симпластного радиального движения воды с периферии к сосудам ксилемы представлены на рис. 2. В работе [8] авторы исследовали влияние прокола эндодермиса молодых корней кукурузы на их транспортные свойства. С помощью корневого датчика давления после прокалывания было обнаружено быстрое падение давления в сосудах ксилемы на срезе корня. Тем не менее прокол эндодермиса не приводил к каким-либо изменениям гидравлической проводимости корней и были обнаружены значительные изменения интегрального для всего корня коэффициента отражения и проводимости корней по отношению к растворенным веществам.

В работе проведено математическое моделирование формирования корневого давления (давления в сосудах ксилемы, приводящего к остановке потока жидкости на срезе корня) при стационарном потоке жидкости через корень. Исследовано влияние проницаемости поясков Каспари для воды и растворенных веществ на величину этого давления.

## КОНТИНУАЛЬНАЯ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Существующие в настоящее время модели, как правило, описывают радиальный транспорт в корнях растений, используя компартментальный подход, при котором корень заменяется мембраной или системой мембран с различными гидравлическими свойствами. Обзор таких моделей содержится в работе [6]. Такой подход полностью игнорирует внутреннюю структуру корня и характер течения в нем на микроуровне. В этих рамках остается без внимания участие особенностей анатомического строения корня в формировании корневого давления.

Ранее в работах [2, 7] на основании континуального рассмотрения получена модель, позволяющая учитывать основные механизмы переноса веществ и реальную структуру объекта как распределенной механической системы. Тем самым она служит основой для сравнения различных теорий и оценки участия различных факторов в транспортировке веществ в корнях растений.

Ниже приведены основные уравнения, описывающие радиальное передвижение воды и растворенных веществ в корнях растений из окружающей среды в сосуды ксилемы, по которым поступившие в корень вещества доставляются в расположенные выше части растения.

Предполагая осевую симметрию корня, рассмотрим его ткань как пористую сплошную среду, занимающую область  $r_0 \leq r \leq r_1$ , где  $r_0$  и  $r_1$  – координаты раздела корня с сосудами ксилемы и окружающей средой. Пористая среда заполнена двумя жидкими фазами, образованными вязкими жидкостями, находящимися во внеклеточном пространстве (апопласте) – первая фаза, и во внутриклеточном пространстве (симпласте) – вторая фаза, фильтрующимися через недеформируемый твердый каркас. Предполагается, что в каждой фазе растворен обобщенный низкомолекулярный компонент с массовыми концентрациями  $c_1$  и  $c_2$  соответственно, способный перемещаться в среде как активными механизмами переноса через мембранны, так и путем конвекции и диффузии, и отвечающий за возникновение осмотической силы, связанной с перемещением жидкости через клеточные мембранны. Низкомолекулярный компонент отождествляется с ионами, поглощаемыми корнем из окружающей среды. Считается, что поток жидкости между симпластом и апопластом определяется соотношением мембранныго типа и контролируется

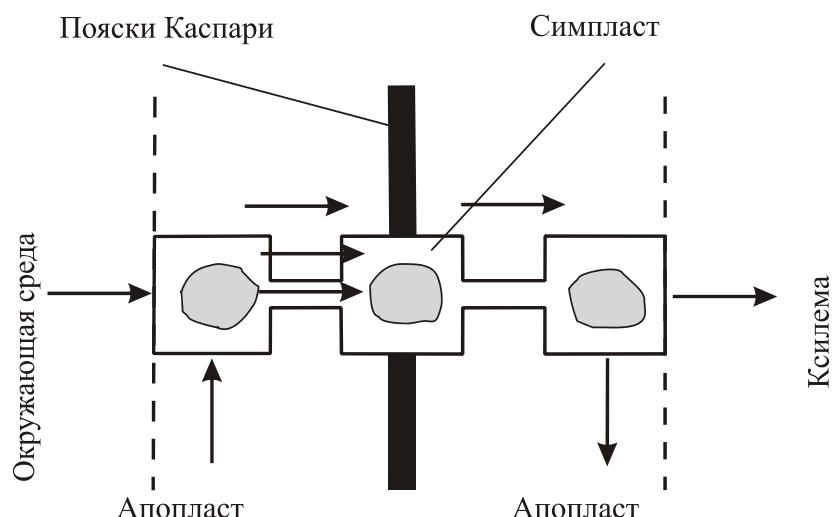


Рис. 2. Схема апопластного и симпластного радиального движения воды с периферии к сосудам ксилемы

разностью гидростатических и осмотических давлений. Движение жидкости в межклеточном пространстве описывается уравнением фильтрации, в то время как движение во внутриклеточном пространстве, происходящее путем перетекания из внутриклеточного пространства одной клетки во внутриклеточные пространства соседних клеток через клеточные мембранны и тонкие канальцы, находящиеся в клеточных мембранных, должно описываться уравнением, учитывающим дополнительную движущую силу, связанную с градиентом осмотического давления. Система уравнений, описывающих распределение скоростей, давлений и концентраций по сечению корня, имеет следующий вид:

$$\rho_1 \frac{1}{r} \frac{\partial v_1 r}{\partial r} = J, \quad (1)$$

$$\rho_2 \frac{1}{r} \frac{\partial v_2 r}{\partial r} = -J, \quad J = L_p [p_2 - p_1 + RT(c_1 - c_2)], \quad (2)$$

$$v_1 = -\beta_1 \frac{\partial p_1}{\partial r}, \quad (3)$$

$$v_2 = \beta_2 \left( -\frac{\partial p_2}{\partial r} + \zeta RT \frac{\partial c_2}{\partial r} \right), \quad (4)$$

$$\rho_1 \left( \frac{\partial c_1}{\partial t} + \frac{1}{r} \frac{\partial c_1 v_1 r}{\partial r} \right) = -k + \lambda(c_2 - c_1) + \rho_1 D_1 \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c_1}{\partial r} \right), \quad (5)$$

$$\rho_2 \left( \frac{\partial c_2}{\partial t} + \frac{1}{r} \frac{\partial (1 - \zeta) c_2 v_2 r}{\partial r} \right) = k - \lambda(c_2 - c_1) + \rho_2 D_2 \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c_2}{\partial r} \right). \quad (6)$$

Здесь  $\rho_1$  и  $\rho_2$  – объемные плотности фаз;  $v_1$  и  $v_2$  – скорости жидкости в апопласте и симпласте соответственно;  $J$  – межфазный поток жидкости;  $L_p$  – объемный коэффициент гидравлической проводимости ткани;  $p_1$  и  $p_2$  – гидростатические давления в апопласте и симпласте;  $R = \rho_0 R_0 / \mu_0$  ( $R_0$  – универсальная газовая постоянная,  $\mu_0$  – молярная масса растворенного низкомолекулярного компонента,  $\rho_0$  – плотность воды);  $T$  – абсолютная температура;  $c_1$  и  $c_2$  – массовые концентрации обобщенного низкомолекулярного компонента в каждой фазе;  $\beta_1$  и  $\beta_2$  – проводимости апопласта и симпласта;  $\zeta$  – распределенный коэффициент отражения симпласта;  $k$  – межфазный активный поток вещества;  $\lambda$  – проницаемость клеточных мембранны по отношению к растворенному веществу ( $\lambda$  и  $k$  в дальнейшем предполагаются кусочно-постоянными с разрывом в месте расположения поясков Каспари);  $D_1$  и  $D_2$  – коэффициенты диффузии растворенных в апопласте и симпласте веществ. Выражение для ряда коэффициентов через параметры на клеточном уровне приведено в работе [2].

Уравнения образуют замкнутую систему для нахождения величин  $v_1$ ,  $v_2$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $c_1$ ,  $c_2$  и позволяют рассматривать различные постановки задач путем выбора соответствующих граничных условий.

### РЕШЕНИЕ ЗАДАЧИ О СТАЦИОНАРНОМ ПОТОКЕ ЖИДКОСТИ ЧЕРЕЗ КОРЕНЬ

Рассмотрим часто реализуемую в эксперименте задачу о стационарном потоке жидкости через срезанный корень за счет приложенной разности гидростатических давлений. Будем считать, что внешнее давление и концентрация, а также давление в сосудах ксилемы являются заданными величинами. В этом случае подлежат

нахождению концентрация в сосудах ксилемы и поток жидкости через срез корня. Для решения задачи поставим следующие граничные условия:

$$\begin{aligned}
 r = r_1 : \quad p_1 = p_e = 0, \quad c_1 = c_e, \\
 \rho_2 v_2 = L_{pe}[(p_2 - p_e) + RT(c_e - c_2)], \\
 \rho_2 \left( (1 - \zeta) c_2 v_2 - D_2 \frac{\partial c_2}{\partial r} \right) = -k_e + \lambda_e (c_2 - c_e), \\
 r = r_0 : \quad \frac{\partial c_1}{\partial r} = 0, \quad p_1 = p_x, \\
 \rho_2 v_2 = L_{px}[(p_x - p_2) + RT(c_2 - c_x)], \\
 \rho_2 \left( (1 - \zeta) c_2 v_2 - D_2 \frac{\partial c_2}{\partial r} \right) = -k_x + \lambda_x (c_x - c_2).
 \end{aligned}$$

Условие  $\partial c_1 / \partial r = 0$  при  $r = r_0$  учитывает свободное конвективное втекание растворенного вещества из апопласта в сосуды ксилемы. Подробное обсуждение получения этого условия содержится в работе [2].

Дополнительно в месте расположения поясков Каспари ( $r = r_c$ ) первоначально поставим условия непроницаемости для течения раствора в апопласте:

$$r = r_c : \quad v_1^+ = v_1^- = 0, \quad \frac{\partial c_1^+}{\partial r} = \frac{\partial c_1^-}{\partial r} = 0$$

и условия непрерывности для  $p_2$ ,  $c_2$ ,  $v_2$  и диффузионного потока в симпласте (которое сводится к непрерывности  $\partial c_2 / \partial r$ ). Индексы + и - обозначают значения величин по разные стороны от  $r = r_c$ . В начальный момент времени должны быть также заданы распределения концентраций.

В поставленной задаче условия на  $v_2$  поставлены на обоих концах отрезка  $[r_0; r_1]$ , в то время как на  $p_2$  граничных условий нет. Это вносит неудобство в реализацию численного решения задачи. Поэтому перейдем от исходной постановки задачи к эквивалентной:

$$\frac{\rho_1 \beta_1}{L_p} \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial p_1}{\partial r} \right) - p_1 = - \left( p_2 + RT(c_1 - c_2) \right), \quad (7)$$

$$\frac{1}{r} \frac{\partial v_1 r}{\partial r} = \frac{L_p}{\rho_1} \left( p_2 - p_1 + RT(c_1 - c_2) \right), \quad (8)$$

$$\frac{\rho_2 \beta_2}{L_p} \frac{\partial}{\partial r} \left( \frac{1}{r} \frac{\partial v_2 r}{\partial r} \right) - v_2 = -\beta_2 \left[ -\frac{\partial p_1}{\partial r} + RT \left( \frac{\partial c_1}{\partial r} - (1 - \zeta) \frac{\partial c_2}{\partial r} \right) \right], \quad (9)$$

$$\frac{\rho_2 \beta_2}{L_p} \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial p_2}{\partial r} \right) - p_2 = -p_1 + RT(c_1 - c_2) + \zeta RT \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c_2}{\partial r} \right). \quad (10)$$

Сюда также должны быть добавлены уравнения для нахождения концентраций. Границные условия для решения полученных уравнений на интервалах  $[r_0; r_c]$  и  $[r_c; r_1]$  запишем в виде

$$r = r_1: \quad p = 0, \quad \rho_2 v_2 = L_{pe} ((p_2 - p_e) + RT(c_e - c_2)),$$

$$p_2 = p_1 + RT(c_2 - c_1) - \frac{\rho_2}{L_p} \frac{1}{r} \frac{\partial v_2 r}{\partial r},$$

$$r = r_c: \quad v_1 = 0, \quad \frac{\partial p_1}{\partial r} = 0,$$

$$r = r_0: \quad p_1 = p_x, \quad \rho_2 v_2 = L_{px} ((p_x - p_2) + RT(c_2 - c_x)),$$

$$p_2 = p_1 + RT(c_2 - c_1) - \frac{\rho_2}{L_p} \frac{1}{r} \frac{\partial v_2 r}{\partial r}.$$

Границные условия для нахождения концентраций сохраняются в прежнем виде.

Система уравнений при некотором значении  $p_x = P_{\max}$  допускает решение с  $v_1 = v_2 = 0$ , что соответствует полному прекращению потока через корень за счет приложения на срезе корня (т.е. в сосудах ксилемы) достаточно высокого давления. Тогда из уравнений (1), (3) и (4) будет следовать, что

$$p_2 = p_1 + RT(c_2 - c_1), \quad p_1 = \begin{cases} P_{\max}, & r < r_c \\ 0, & r > r_c \end{cases}, \quad p_2 = \zeta RT c_2 + A, \quad A = \text{const.}$$

$$\text{Отсюда можно получить, что} \\ P_{\max} = RT \left( (1 - \zeta) (c_2 \Big|_{r=r_1} - c_2 \Big|_{r=r_0}) - (c_1 \Big|_{r=r_1} - c_1 \Big|_{r=r_0}) \right), \quad A = RT \left( (1 - \zeta) c_2 \Big|_{r=r_1} - c_1 \Big|_{r=r_1} \right).$$

Распределение концентраций по сечению корня находится методом итераций согласно следующей схеме:

$$\rho_1 D_1 \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c_1^k}{\partial r} \right) + \lambda (c_2^k - c_1^k) - k = 0, \quad (11)$$

$$\rho_2 D_2 \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial c_2^k}{\partial r} \right) + \lambda (c_1^{k-1} - c_2^k) - k = 0, \quad (12)$$

$$r = r_0: \quad \frac{\partial c_1^k}{\partial r} = 0, \quad -\rho_2 D_2 \frac{\partial c_2^k}{\partial r} = -k_x + \lambda_x (c_x^k - c_2^k),$$

$$r = r_1: \quad c_1^k = c_e, \quad -\rho_2 D_2 \frac{\partial c_2^k}{\partial r} = -k_e + \lambda_e (c_2^k - c_e),$$

$$r = r_c: \quad \frac{\partial c_1^k}{\partial r} = 0.$$

Верхний индекс означает номер итерации. В качестве начального приближения выбрано следующее распределение концентрации во внеклеточном пространстве:  $c_1 = 1$  при  $r < r_c$  и  $c_1 = c_e$  при  $r > r_c$ . Сначала методом прогонки проводится решение уравнения (12) для всего отрезка  $[r_0; r_1]$ , описывающее распределение концентрации во внутриклеточном пространстве на следующем шаге  $c_2$ , а затем на отрезках  $[r_0; r_c]$  и  $[r_c; r_1]$  проводится решение уравнения (11).

Далее методом установления находится стационарное решение исходной задачи. Выбрав найденные распределения концентраций при остановленном потоке в качестве начальных условий на каждом временном шаге для определения скоростей и давлений используется итерационный процесс, устроенный таким образом, что во всех уравнениях (7)–(10) величины давлений и скоростей, стоящие в правой части, либо взяты из предыдущей итерации, либо найдены решением предыдущего уравнения. При этом для нахождения  $p_1$  и  $v_1$  следует решать уравнения (7) и (8) отдельно на отрезках  $[r_0; r_c]$  и  $[r_c; r_1]$ , в то время как для нахождения  $p_2$  и  $v_2$  уравнения (9) и (10) решаются на отрезке  $[r_0; r_1]$ .

Численное решение уравнений конвекции-диффузии проводилось с использованием регуляризованной монотонной неявной дивергентной схемы [3] на неравномерной из-за присутствия пограничных слоев сетке.

Значения выбранных для расчетов коэффициентов, приведенные ниже, взяты близкими к значениям, использованным в работах [2, 8], где обсуждаются допустимые диапазоны их значений. Будем также пренебречь потоком воды и растворенных веществ через внешнюю и внутреннюю границы симпласта по сравнению с потоками между симплеастом и апопластиом. В этом случае условия на потоки воды и растворенных веществ превращаются в условия непротекания:  $v_2 = 0$ ,  $\partial c_2 / \partial r = 0$  при  $r = r_0$  и  $r = r_1$ . Таким образом, значения коэффициентов, не приведенные ниже, берутся равными нулю.

Значения числовых параметров:  $L_p = 3,3 \cdot 10^{-6}$  кг·м<sup>-3</sup>·с<sup>-1</sup>·Па<sup>-1</sup>;  $\pi_{ext} = 0,15$  МПа;  $\varsigma = 0,89$ ;  $r_1 = 0,28$  мм;  $r_0 = 0,07$  мм;  $r_c = 0,1$  мм;  $\rho_1 / \rho_0 = 0,07$ ;  $\rho_2 / \rho_0 = 0,2$ ;  $k^+ = 6,2 \cdot 10^{-5}$  кг·м<sup>-3</sup>·с<sup>-1</sup>;  $k^- = -6,2 \cdot 10^{-9}$  кг·м<sup>-3</sup>·с<sup>-1</sup>;  $\lambda^+ = 1,4 \cdot 10^{-2}$  кг·м<sup>-3</sup>·с<sup>-1</sup>;  $\lambda^- = 2,1 \cdot 10^{-3}$  кг·м<sup>-3</sup>·с<sup>-1</sup>;  $D_1 = 3 \cdot 10^{-10}$  м<sup>2</sup>·с<sup>-1</sup>;  $D_2 = 5 \cdot 10^{-15}$  м<sup>2</sup>·с<sup>-1</sup>;  $\beta_1 = 8 \cdot 10^{-18}$  м<sup>2</sup>·Па<sup>-1</sup>·с<sup>-1</sup>;  $\beta_2 = 1,1 \cdot 10^{-18}$  м<sup>2</sup>·Па<sup>-1</sup>·с<sup>-1</sup>;  $RT = 3,3 \cdot 10^7$  Па.

Сравнение теоретических результатов, полученных при значениях коэффициентов, приведенных выше, с полученными экспериментально в работе [5] представлены на рис. 3. Видно, что при выбранном наборе параметров, лежащих в физиологическом диапазоне, предлагаемая модель позволяет с достаточной точностью описывать наблюдаемые результаты.

Для выяснения роли эндодермиса при создании корневого давления откажемся от допущения о полной непроницаемости поясков Каспари и заменим условия отсутствия потока через них жидкости и растворенных веществ в межклеточном пространстве на следующие условия:

$$r = r_c : v_1 = \Omega(p_1^- - p_1^+ + \sigma_c RT(c_1^+ - c_1^-)),$$

$$c_1 v_1 - D_1 \frac{\partial c_1}{\partial r} = \Lambda(c_1^- - c_1^+) + (1 - \sigma_c) \frac{c_1^- + c_1^+}{2} v_1.$$

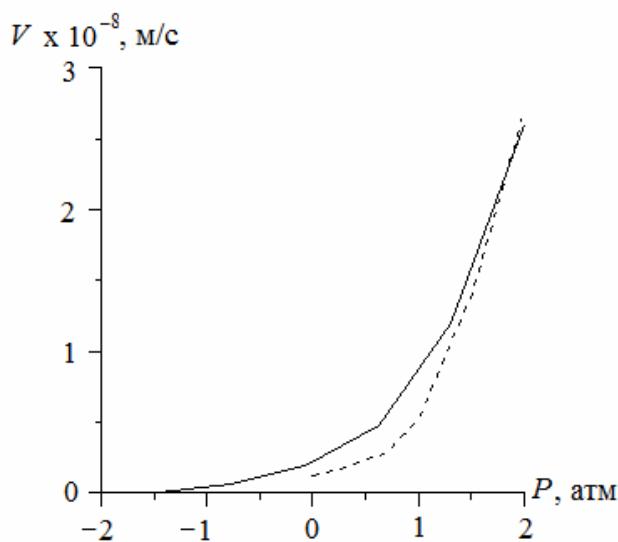


Рис. 3. Графики зависимости скорости потока на срезе корня от разности гидростатических давлений между окружающей средой и ксилемой (пунктирная линия соответствует экспериментальным данным, сплошная – расчетам на основе модели)

В качестве характерных значений присутствующих в этих соотношениях проницаемостей возьмем величины в 100 раз меньшие соответствующих значений для слоя толщиной в одну клетку. Это соответствует равномерному распределению на всю боковую поверхность корня площади прокола в эксперименте [8], составлявшей не более одного процента площади этой поверхности. Гидравлическая проводимость участка внеклеточного пространства протяженностью  $l_*$ , равной диаметру клетки, составляет величину порядка  $\beta_1/l_*$ , что дает при  $l_* = 30$  мкм в качестве характерного значения гидравлической проводимости проколотого эндодермиса величину  $\Omega = 2,9 \cdot 10^{-15}$  м·Па<sup>-1</sup>·с<sup>-1</sup>. Проводимость одноклеточного слоя для растворенных низкомолекулярных веществ оценивалась в работе [1]. В соответствии с данными этой работы характерное значение проводимости по отношению к растворенным веществам выбрано  $\Lambda = 2 \cdot 10^{-10}$  м·с<sup>-1</sup> (в 100 раз меньше, чем при отсутствии прокола).

При новых граничных условиях невозможно решать уравнение (7) отдельно на отрезках  $[r_0; r_c]$  и  $[r_c; r_l]$ , так как они включают в себя значения неизвестных слева и справа от  $r = r_c$ .

Используя метод правой прогонки для уравнения (7) с условиями  $p_1 = p_x$  при  $r = r_0$  и  $\partial p_1 / \partial r = B$  при  $r = r_c$ , найдем

$$p_1^- = \frac{B h_N^- + \beta_N}{1 - \alpha_N},$$

где  $h_N^-$ ,  $\beta_N$ ,  $\alpha_N$  – длина отрезка разбиения и значения коэффициентов прогонки с номером  $N$ .

Решая методом левой прогонки уравнение (7) с условиями  $\partial p_1 / \partial r = B$  при  $r = r_c$  и  $p_1 = 0$  при  $r = r_i$ , получим

$$p_1^+ = \frac{-B h_i^+ + \eta_i}{1 - \xi_i},$$

где  $h_i^+$ ,  $\eta_i$ ,  $\xi_i$  – длина отрезка разбиения и значения коэффициентов прогонки с номером 1.

Подставляя значения  $p_1^+$  и  $p_1^-$  в условие

$$\nu_i = -\beta_i \frac{\partial p_1}{\partial r} = -\beta_i B = \Omega \left( p_1^- - p_1^+ + \sigma_c R T (c_i^+ - c_i^-) \right),$$

определим значение производной  $\partial p_1 / \partial r = B$  при  $r = r_c$ , после чего можно методом прогонки решить уравнение (7) отдельно на отрезках  $[r_0; r_c]$  и  $[r_c; r_i]$ .

При решении уравнений диффузии с граничным условием, учитывающим перенос растворенных веществ через пояски Каспари при  $r = r_c$ , значения правых частей в граничном условии вычисляются с использованием значений концентраций, полученных на предыдущем временном шаге.

## Результаты

При создании давления в сосудах ксилемы, способного поднимать воду на достаточную высоту, неоспоримое значение имеют активные механизмы поглощения ионов из окружающей среды в периферических слоях корня.

Локализация активных насосов в корнях растений зачастую является предметом обсуждений: проверка гипотез такого рода в рамках предложенной модели проведена в работах [2, 7]. Однако только этого механизма оказывается недостаточно для эффективной закачки воды в сосуды ксилемы: упомянутые во введении эксперименты [8], в которых тонкой иглой делали прокол слоя клеток эндодермиса, содержащего пояски Каспари, показывали уменьшение корневого давления, установившегося до этого.

Численное решение, соответствующее отсутствию барьера, перекрывающего внеклеточный путь перемещения жидкости и растворенного вещества, дает зависимость потока на срезе корня от разности давлений между окружающей средой и сосудами ксилемы, представляющую собой практически прямую линию, проходящую через начало координат [4]. В этом случае существование положительного корневого давления становится невозможным при сохранении условия свободного конвективного поступления растворенного вещества в сосуды ксилемы. Проведенные в настоящей работе исследования позволили уточнить эти результаты.

Показано, что если пояски Каспари проницаемы только для воды и остаются непроницаемы для растворенных веществ, то изменения давления в сосудах ксилемы, приводящего к остановке вытекания жидкости на срезе корня (корневого давления), не наблюдается при изменении гидравлической проводимости поясков Каспари в широком диапазоне (приблизительно на порядок).

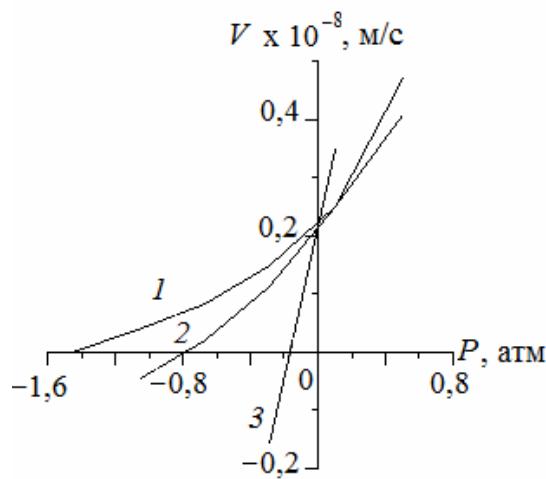


Рис. 4. Графики зависимости скорости потока на срезе корня от разности гидростатических давлений между окружающей средой и ксилемой при различных проницаемостях поясков Каспари по отношению к растворенному веществу и фиксированной гидравлической проводимости  $\Omega = 2,9 \cdot 10^{-15} \text{ м} \cdot \text{Па}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ . Кривая 1 получена для непроницаемых поясков Каспари; 2 – при  $\Lambda = 2 \cdot 10^{-10} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ,  $\sigma_c = 0,6$ ; 3 – при  $\Lambda = 3,4 \cdot 10^{-10} \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ ,  $\sigma_c = 0,1$

Сравнение результатов, полученных при различных значениях проницаемости поясков Каспари по отношению к растворенным веществам, но при фиксированной гидравлической проводимости, представлены на рис. 4. Из графика видно, что значение давления в сосудах ксилемы, приводящее к остановке вытекания жидкости на срезе корня, уменьшается при увеличении проводимости поясков Каспари для растворенных веществ.

Можно сделать заключение, что основным механическим назначением поясков Каспари является поддержание перепада концентрации растворенных веществ в апопласте, в то время как пропускание только воды через них (в широком диапазоне значений гидравлической проницаемости) не приводит к заметному изменению корневого давления.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана РФФИ (проект № 11-01-00774).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Логвенков С.А. Математическое моделирование измерения гидравлической проводимости корней растений релаксационным методом // Биофизика. – 2011. – Т. 56, № 3. – С. 512–519.
- Логвенков С.А., Штейн А.А. Компартментальная модель поглощения воды корнями растений с учетом процессов на клеточном уровне // Российский журнал биомеханики. – 2008. – Т. 12, № 4. – С. 18–32.
- Самарский А.А., Вабищевич П.Н. Численные методы решения задач конвекции-диффузии. – М.: Едиториал УРСС, 2004. – 248 с.
- Юдина Е.Н. Математическое моделирование течения раствора солей через растительную ткань // Институт механики. Тр. конф.-конкурса молодых ученых 10–12 октября 2007 г. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 2008. – С. 236–240.
- Fiscus E.L. Determination of hydraulic and osmotic properties of soybean root system // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 59. – P. 1013–1020.

6. Murphy R. Some compartmental models of the root: Steady-state behavior // Journal of Theoretical Biology. – 2000. – Vol. 207. – P. 557–576.
7. Stein A.A., Logvenkov S.A., Chalyuk A.T. Mathematical modelling of the plant root as a water-pumping cellular system // Mathematical modelling and computing in biology and medicine / ed.V. Capasso. – Bologna: Soc. Ed. Esculapio, 2003. – P. 206–212.
8. Steudle E., Murrmann M., Peterson C.A. Transport of water and solutes across Maize roots modified by puncturing the endodermis // Plant Physiology. – 1993. – Vol. 103. – P. 335–349.

## **THE EFFECT OF THE CASPARIAN BAND PERMEABILITY TO WATER AND SOLUTES ON THE ROOT PRESSURE: MATHEMATICAL MODELING**

**S.A. Logvenkov, A.A. Stein (Moscow, Russia)**

**Abstract.** The mathematical modelling is performed to study the effect of the permeability of the Casparyan bands to water and solutes on the formation of the root pressure. It is shown that the pressure in the xylem vessels which stops the flow across a root cut (root pressure) decreases with increase in the permeability of the Casparyan bands to solutes at a fixed hydraulic conductivity. However, if the Casparyan bands are permeable to water alone and impermeable to solutes, then changes in the root pressure changes are not observed.

**Key words:** water uptake by plant roots, multiphase media, transport processes, root pressure.

*Получено 28 августа 2013*