

Министерство образования и науки РФ

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

ВЕСТНИК

**НИЖЕГОРОДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
ИМ. Н.И. ЛОБАЧЕВСКОГО**

№ 4 .

Часть 2

Нижний Новгород
Издательство Нижегородского госуниверситета
2011

УДК 531/534: [57+61]

СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОМПАРТМЕНТАЛЬНОГО И КONTИНУАЛЬНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ГИДРАВЛИЧЕСКОЙ ПРОВОДИМОСТИ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ

© 2011 г.

С.А. Логвенков

НИИ механики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова
Государственный университет – Высшая школа экономики, Москва

logv@bk.ru

Поступила в редакцию 15.06.2011

Проанализирована одна из основных методик измерения гидравлической проводимости корней растений, основанная на использовании компартментальных моделей. Указаны недостатки использования моделей такого рода. Предложено находить интегральную гидравлическую проводимость корня как частную производную потока через единицу боковой поверхности по разности гидростатических давлений при фиксированной разности осмотических давлений. Для этого используется континуальная многофазная модель процессов радиального переноса веществ в корнях. Показано, что континуальная модель в полной мере может описывать эксперименты по измерению проводимости. Выработаны указания, позволяющие проводить правильную обработку результатов в рамках существующих методик.

Ключевые слова: гидравлическая проводимость корней растений, метод релаксации корневого давления, континуальное моделирование.

Моделирование на основе компартментальной модели

При описании переноса жидкости через корень традиционно используется соотношение, связывающее поток через единицу боковой поверхности корня J_w с разностью гидростатических и осмотических давлений между окружающей средой и сосудами ксилемы Δp и $\Delta \pi$: $J_w = L_p(\Delta p - \sigma \Delta \pi)$. Здесь L_p – интегральный коэффициент гидравлической проводимости, характеризующий способность корней перемещать воду из окружающей среды в сосуды ксилемы. Измерение коэффициента гидравлической проводимости сопутствует многим теоретическим работам, связанным с изучением радиального перемещения воды в корнях растений, в частности, с выявлением влияния различных веществ на проводимость корней, определением соотношения проводимостей различных путей переноса жидкости и т.д.

Измерение коэффициента гидравлической проводимости часто проводят с использованием метода релаксации давления жидкости в измерительной системе, присоединенной к срезу корня. Нарушение равновесия в системе путем возмущения давления приводит к возникновению потока и релаксационному изменению корневого давления. При обработке эк-

сперимента выделяют участки кривой, характеризующие различными временами релаксации. Выбирая соответствующее время релаксации, на основе компартментальной модели получают величину, отождествляемую с интегральной гидравлической проводимостью корня.

Недостатком использования компартментальной модели является то, что полученная величина характеризует проводимость корня лишь в окрестности набора параметров, соответствующего отсутствию потока. Другим недостатком является игнорирование организации течения на микроуровне, обусловленного особенностями анатомического строения корня, что сказывается на величине вычисляемой проводимости. Использование компартментальной модели делает невозможным описание экспериментальной кривой, содержащей участки с различными временами релаксации, и поэтому выбор времени релаксации при обработке экспериментов является не вполне обоснованным.

Континуальное моделирование

Считая, что поток жидкости через единицу боковой поверхности корня определяется разностью гидростатического и осмотического давлений, определим интегральную гидравлическую проводимость корня без использования

компартментальных моделей. Основываясь на представлении этого коэффициента как меры изменения потока через единицу боковой поверхности корня при изменении разности гидростатических давлений между окружающей средой и ксилемой при постоянстве остальных факторов, определим его как частную производную потока через единицу боковой поверхности по разности гидростатических давлений при фиксированной разности осмотических давлений $L_p = \partial J_w / \partial \Delta p |_{\Delta \pi = \text{const}}$.

При решении задачи использовалась разработанная нами математическая модель переноса воды и ионов в корне, основанная на континуальном подходе. Предполагая осевую симметрию корня, его ткань рассматриваем как пористую сплошную среду, занимающую область $r_0 \leq r \leq r_1$, где r_0 и r_1 — координаты границ области сосудов ксилемы с окружающей средой. Пористая среда заполнена двумя жидкими фазами, образованными вязкими жидкостями, находящимися соответственно во внеклеточном и внутриклеточном пространствах, фильтрующимися через недеформируемый твердый каркас. Предполагается, что в каждой фазе растворен обобщенный низкомолекулярный компонент, способный перемещаться в среде как активными механизмами переноса через мембраны, так и путем конвекции и диффузии и создающий осмотическую силу, связанную с присутствием полупроницаемых клеточных мембран. Поток воды между фазами регулируется соотношениями мембранного типа с учетом разности осмотических давлений, создаваемых растворенным веществом. При написании макроскопических динамических соотношений учитывалось представление об организации течения на клеточном уровне. Во внеклеточной жидкой фазе предполагается чисто вязкое течение, тогда как во внутриклеточной действует еще распределенная осмотическая сила.

Фиксируя разность осмотических давлений и выбирая различные значения разности гидростатических давлений, из решения задачи (при выборе соответствующих граничных условий) получим зависимость $J_w = J_w(\Delta p, \Delta \pi = \text{const})$, которая хорошо описывается прямой линией, и найдем величину гидравлической проводимости как угловой коэффициент в уравнении линейной регрессии.

Математическая модель радиального переноса веществ в корне использовалась при моделировании нестационарных экспериментов. При этом она должна быть дополнена уравнениями, описывающими изменение корневого давления в системе за счет упругого изменения объема и изменение концентрации в ксилеме за счет вытекания из сосудов ксилемы в межклеточное пространство и диффузионного массообмена с окружающими клетками через клеточные стенки. В качестве начального приближения использовалось решение стационарной задачи, дающее распределение величин при отсутствии потока через поверхность корня.

Полученные в численном эксперименте релаксационные кривые обрабатывались с помощью традиционной методики с применением полученных на основе компартментальной модели формул. Для набора параметров, соответствующих корням кукурузы, проведено сравнение коэффициентов гидравлической проводимости, определенных различным образом: используя компартментальную и континуальную модели.

Выводы

Показано, что континуальная модель позволяет описывать все особенности наблюдаемой экспериментальной кривой. В результате сопоставления двух методов обработки нестационарного эксперимента по измерению проводимости корня на основе традиционной мембранной и континуальной моделей продемонстрировано, что радиальную проводимость корня следует определять по медленному, а не быстрому участку релаксационной кривой. Таким образом, использование континуальной модели позволяет сформулировать уточняющие указания, позволяющие получать правильные результаты в рамках существующей методики. Отмечена возможность оценивать в рамках существующей экспериментальной методики отношение внутриклеточной и внеклеточной проводимостей по полученной экспериментально релаксационной кривой при использовании континуальной модели корня.

Работа поддержана РФФИ (проект № 08-01-00492).

**COMPARISON OF RESULTS OF THE USE OF COMPARTMENTAL AND CONTINUAL MODELING
FOR DETERMINING THE HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF PLANT ROOTS***S.A. Logvenkov*

One of the main methods of measuring the hydraulic conductivity of plant roots based on the use of compartmental models is analyzed. The paper lists the disadvantages of using models of this kind. It has been suggested to define an integral hydraulic conductivity of root as the partial derivative of the flow through the root surface by the difference in hydrostatic pressure at a fixed difference of osmotic pressures. For this purpose a multiphase continuum model of radial transport of substances in the roots is applied. The possibility of a continuum model to describe fully the experiments on the measurement of hydraulic conductivity is demonstrated. A guidance for correctly processing the results in the framework of the existing techniques is developed.

Keywords: conductivity of plant roots, root pressure relaxation method, continuum modeling.