



УДК 531/534:[57+61]

КОМПАРТМЕНТАЛЬНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ТРАНСПОРТНЫХ ПРОЦЕССОВ В КОРНЕ РАСТЕНИЯ, УЧИТЫВАЮЩЕЕ ПРИСУТСТВИЕ ПОГРАНИЧНЫХ СЛОЕВ

С.А. Логвенков^{1,2}, А.А. Штейн²

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

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

Аннотация. На основе информации о структуре решения и асимптотических оценок в задаче о стационарном потоке через корень получена система приближенных алгебраических соотношений, аналогичная имеющимся компартментальным моделям. Предлагаемый метод имеет по сравнению с последними существенное преимущество, позволяя учитывать особенности анатомического строения корня и неоднородность распределения величин по его сечению. Это дает возможность сформулировать простые конечные зависимости, совпадающие с достаточной точностью с численным решением, получаемым в рамках континуальной модели. Применение предлагаемого подхода для решения конкретных задач оказывается более простым по сравнению как с численным решением, основывающимся на континуальной модели, так и с решением, получаемым асимптотическими методами.

Ключевые слова: поглощение воды растениями, корень растения, многофазные среды, клеточные системы, транспортные процессы, клеточные мембраны, компартментальные модели.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение механизмов, участвующих в переносе веществ в корнях растений и обеспечивающих поддержание корневого давления для подъема воды на необходимую высоту и снабжение растения питательными веществами, поступившими из почвы или окружающего раствора, оказывается невозможным без использования математических моделей.

По большей части для этой цели используются компартментальные модели, в которых различные цилиндрические слои корня рассматриваются как компартменты, отделенные друг от друга и от внешней среды мембранами, вообще говоря, с различными свойствами. При этом массообмен между компартментами описывается в рамках традиционных для неравновесной термодинамики линейных связей потоков с гидростатическими и осмотическими давлениями. Компартментальные модели, предложенные в работах [5–9], отличаясь друг от друга числом рассматриваемых компартментов и свойствами разделяющих их мембран, позволили находить хорошее совпадение с получаемыми в эксперименте зависимостями, в частности с зависимостью разности гидростатических давлений между ксилемой и окружающим раствором от потока через корень. Однако подобное рассмотрение остается в достаточной мере

эмпирическим и оставляет в стороне основные особенности функционирования корня как распределенной механической системы. Вследствие этого модели такого рода неизбежно остаются привязанными к узкому кругу экспериментов и частных гипотез и мало пригодны для включения в полную гидромеханическую модель транспорта в растениях.

Недостатки компарментального моделирования привели к необходимости рассматривать более полные континуальные модели, учитывающие реальное анатомическое строение корня и включающие в себя основные физические механизмы, влияющие на перенос веществ [1, 2, 10]. Однако решение задач на основе континуальных моделей существенно сложнее, чем на основе компарментального моделирования. Последовательное использование асимптотических методов [4] оказалось громоздким и реализуемо лишь в очень простых случаях, охватывающих малую часть подлежащих решению задач.

В работе [1] авторами была получена компарментальная модель, основывающаяся не на схематическом представлении корня совокупностью мембран, а на осреднении континуальных уравнений раздельно в двух областях, граница между которыми задается областью поясков Каспари. Однако в каждой из этих областей осреднение по пространственной координате выполнялось стандартным методом, дающим хорошие результаты для гладких функций. Между тем, как показало численное решение [1, 10], в каждой из этих областей имеются пограничные слои, в которых осредняемые функции резко меняются, что может внести существенную погрешность в результаты, полученные методом осреднения, использованным в исследовании [1].

В предлагаемой работе на основе асимптотических оценок выведены уточненные осредненные соотношения, учитывающие информацию о структуре решения в задаче о стационарном потоке через корень, полученную на основе континуальной модели [1, 10]. Получены приближенные формулы, описывающие зависимость потока жидкости через корень от разности приложенных давлений и концентрации низкомолекулярного компонента от потока жидкости, а также распределение давлений, скоростей и концентраций по сечению корня.

ЗАДАЧА О СТАЦИОНАРНОМ ПОТОКЕ ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ КОРЕНЬ РАСТЕНИЯ. КОНТИНУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ

Методология континуального моделирования процессов массопереноса в корнях впервые предложена авторами в работах [1, 10]. В этих работах была разработана базовая континуальная модель, учитывающая реальное анатомическое строение корня, включающая в себя основные физические механизмы, влияющие на перенос веществ и позволяющая оценивать участие различных известных и предполагаемых механизмов в процессе поглощения жидкости корнем. Ткань корня моделируется жидким континуумом, заполняющим пористый каркас и состоящим из двух фаз, соответствующих внутриклеточной (симпласт) и внеклеточной (апопласт) жидкостям. Система уравнений и граничных условий подробно описана, например, в работе [1] и приводится здесь для случая стационарного осесимметричного течения без каких-либо обоснований и объяснений.

В предположении осевой симметрии корня решение ищется в области $r_0 \leq r \leq r_1$, где r_0 и r_1 – координаты раздела корня с сосудами ксилемы с окружающей средой. Стационарные распределенные уравнения имеют следующий вид:

$$\rho_1 \frac{1}{r} \frac{dv_1 r}{dr} = J, \quad (1)$$

$$\rho_2 \frac{1}{r} \frac{dv_2 r}{dr} = -J, \quad J = L_p [p_2 - p_1 + RT(c_1 - c_2)], \quad (2)$$

$$v_1 = -\beta_1 \frac{dp_1}{dr}, \quad (3)$$

$$v_2 = \beta_2 \left(-\frac{dp_2}{dr} + \zeta RT \frac{dc_2}{dr} \right), \quad (4)$$

$$\rho_1 \frac{1}{r} \frac{dc_1 v_1 r}{dr} = -k + \lambda(c_2 - c_1) + \rho_1 D_1 \frac{1}{r} \frac{d}{dr} \left(r \frac{dc_1}{dr} \right), \quad (5)$$

$$\rho_2 \frac{1}{r} \frac{d(1-\zeta)c_2 v_2 r}{dr} = k - \lambda(c_2 - c_1) + \rho_2 D_2 \frac{1}{r} \frac{d}{dr} \left(r \frac{dc_2}{dr} \right). \quad (6)$$

Здесь индексы 1 и 2 соответствуют внеклеточной и внутриклеточной фазам соответственно; ρ_1 и ρ_2 – объемные плотности фаз; v_1 и v_2 – скорости жидкости в апопласте и симпласте; J – межфазный поток жидкости; L_p – объемный коэффициент гидравлической проводимости ткани; p_1 и p_2 – гидростатические давления в фазах; $R = \rho_0 \cdot R_0 / \mu_0$ (R_0 – универсальная газовая постоянная, μ_0 – молярная масса растворенного низкомолекулярного компонента, ρ_0 – плотность воды); T – абсолютная температура; c_1 и c_2 – массовые концентрации обобщенного низкомолекулярного компонента в каждой фазе; β_1 и β_2 – проводимости апопласта и симпласта; ζ – распределенный коэффициент отражения симпласта; k – межфазный активный поток вещества; λ – проницаемость клеточных мембран по отношению к растворенному веществу; D_1 и D_2 – коэффициенты диффузии растворенных в апопласте и симпласте веществ. Коэффициенты системы (1)–(6) в дальнейшем предполагаются постоянными за исключением λ и k , которые считаются кусочно-постоянными с разрывом в месте расположения поясков Каспари, соответствующем $r = r_c$ ($r_0 < r_c < r_1$): при $r > r_c$ $\lambda = \lambda^+$, $k = k^+$, при $r < r_c$ $\lambda = \lambda^-$, $k = k^-$).

Предполагается, что концентрация внешнего раствора, а также давления во внешнем растворе и сосудах ксилемы являются известными фиксированными величинами, в то время как концентрация в сосудах ксилемы подлежит определению наряду со скоростью поступления жидкости в нее.

Система граничных условий в пренебрежении потоком воды и растворенных веществ через внешнюю и внутреннюю границы симпласта по сравнению с потоками между симпластом и апопластом следующая (верхние индексы + и – соответствуют значениям функций по разные стороны от границы, определяющей пояски Каспари $r = r_c$):

$$\begin{aligned} r = r_1: \quad p_1 = p_e, \quad c_1 = c_e, \quad v_2 = 0, \quad \frac{dc_2}{dr} = 0, \\ r = r_0: \quad \frac{dc_1}{dr} = 0, \quad v_2 = 0, \quad \frac{dc_2}{dr} = 0, \\ r = r_c: \quad v_1^+ = v_1^- = 0, \quad \frac{dc_1^+}{dr} = \frac{dc_1^-}{dr} = 0. \end{aligned} \quad (7)$$

ПРИБЛИЖЕННЫЕ ФОРМУЛЫ

Решение поставленной выше задачи при значениях коэффициентов, приведенных ниже, показало, что величины c_2 , p_2 , rv_1 и rv_2 испытывают значительные изменения в пограничных слоях, примыкающих к внешней и внутренней границам поперечного сечения корня, а также слева и справа от поясков Каспари. Толщины пограничных слоев различаются для различных функций. Так, толщины пограничных слоев для концентрации в симпласте в зависимости от их локализации имеют величины порядка D_2/v_* и $\sqrt{\rho_2 D_2/\lambda_*}$ (v_* и λ_* – характерные значения скорости и проницаемости клеточных мембран по отношению к растворенному веществу), а для давления в симпласте и скоростей – порядка $\sqrt{\rho_2 \beta_2/L_p}$ [3]. При выбранных значениях коэффициентов функции c_1 и p_1 не испытывают резких изменений типа пограничного слоя. В области сечения, исключая пограничные слои, величины rv_1 , rv_2 , c_1 и c_2 меняются слабо. К этим заключениям можно прийти и на основании более подробного асимптотического анализа. Перечисленные факты отражены на рис. 1. Заштрихованные области включают пограничные слои для всех величин, а буквенные обозначения соответствуют значениям функций на границе с пограничным слоем или значениям во всей области для слабо меняющихся величин.

Проинтегрируем уравнения (3) и (4) по интервалам, получаемым исключением из отрезков $[r_0; r_c]$ и $[r_c; r_1]$ заштрихованных на рис. 1 областей, содержащих пограничные слои. Учитывая, что величины $u_1 = -rv_1$, $u_2 = -rv_2$ и c_2 в каждой из областей практически постоянны, а также пренебрегая толщиной переходных слоев, получим приближенные равенства

$$\begin{aligned} p_1^* - p_x &= \frac{1}{\beta_1} \ln \left(\frac{r_c}{r_0} \right) u_1^-, \\ p_0 - p_1^{**} &= \frac{1}{\beta_1} \ln \left(\frac{r_1}{r_c} \right) u_1^+, \\ p_2^* - p_2^- &= \frac{1}{\beta_2} \ln \left(\frac{r_c}{r_0} \right) u_2^-, \\ p_2^+ - p_2^{**} &= \frac{1}{\beta_2} \ln \left(\frac{r_1}{r_c} \right) u_2^+. \end{aligned} \tag{8}$$

В этих областях уравнение (1) принимает простой вид $p_2 - p_1 + RT(c_1 - c_2) = 0$. Тогда значения величин на границах переходных областей оказываются связанными между собой соотношениями

$$\begin{aligned} p_2^- - p_x + RT(c_x - c_2^-) &= 0, \\ p_2^* - p_1^* + RT(c_x - c_2^-) &= 0, \\ p_2^{**} - p_1^{**} + RT(c_0 - c_2^+) &= 0, \\ p_2^+ - p_0 + RT(c_0 - c_2^+) &= 0. \end{aligned} \tag{9}$$

Значения числовых параметров: $L_p = 4,2 \cdot 10^{-6} \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{Па}^{-1}$; $\pi_{ext} = 0,15 \text{ МПа}$; $\zeta = 0,89$; $r_1 = 0,5 \text{ мм}$; $r_0 = 0,1 \text{ мм}$; $r_c = 0,35 \text{ мм}$; $\rho_1/\rho_0 = 0,07$; $\rho_2/\rho_0 = 0,2$; $k^+ = 6,2 \cdot 10^{-5} \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{с}^{-1}$; $k^- = -6,2 \cdot 10^{-9} \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{с}^{-1}$; $\lambda^+ = 1,4 \cdot 10^{-2} \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{с}^{-1}$; $\lambda^- = 2,1 \cdot 10^{-3} \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{с}^{-1}$; $D_1 = 3 \cdot 10^{-10} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$; $D_2 = 5 \cdot 10^{-15} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$; $\beta_1 = 8 \cdot 10^{-18} \text{ м}^2 \cdot \text{Па}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$; $\beta_2 = 4 \cdot 10^{-18} \text{ м}^2 \cdot \text{Па}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$; $RT = 3,3 \cdot 10^7 \text{ Па}$.

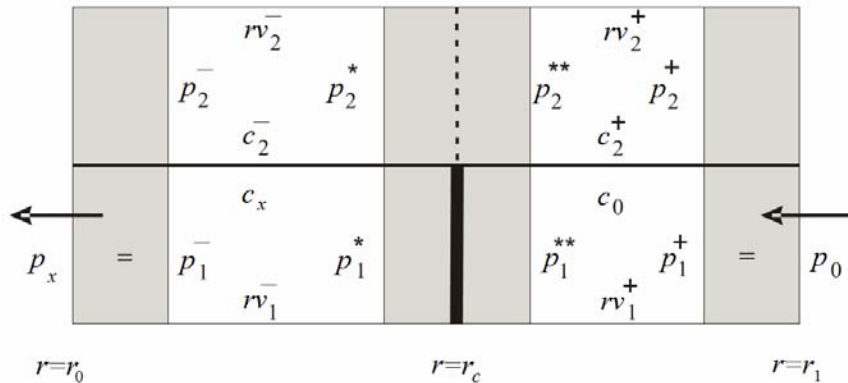


Рис. 1. Заштрихованные области схематически указывают расположение пограничных слоев для концентраций, давлений и скоростей; буквенные обозначения дают значения соответствующих функций на границе с пограничным слоем или значения во всей области для слабо меняющихся величин

Аналогичные рассуждения, проведенные для уравнений (5) и (6), дают следующие зависимости:

$$\begin{aligned} c_2^- - c_x &= \frac{k^-}{\lambda^-}, \\ c_2^+ - c_0 &= \frac{k^+}{\lambda^+}. \end{aligned} \quad (10)$$

Получим соотношение, связывающее значения давлений и концентраций в симпласте по разные стороны от переходных слоев, примыкающих слева и справа к поясам Каспари при $r = r_c$. Учитывая, что в этих слоях давление и концентрация веществ в симпласте испытывают значительные изменения, в уравнении (4) можно пренебречь величиной скорости по сравнению со значениями производных давления и концентрации. Тогда после интегрирования уравнения (4) по переходной области получим

$$p_2^{**} - p_2^* = \zeta RT (c_2^+ - c_2^-). \quad (11)$$

Сложение уравнений (1) и (2) приводит к условию постоянства полного радиального потока жидкости. Отсюда, с учетом граничных условий (7), следует, что

$$\rho_1 u_1^+ + \rho_2 u_2^+ = \rho_1 u_1^- + \rho_2 u_2^- = \rho_1 v_1(r_0) r_0 = \rho_2 v_2(r_c) r_c. \quad (12)$$

Сложим уравнения (5) и (6). Интегрирование полученного уравнения на отрезке $[r_0; r_c]$ с учетом граничных условий (7) и уравнения (12) дает

$$(c_x - (1 - \zeta) c_2(r_c)) (\rho_1 u_1^- + \rho_2 u_2^-) = \rho_2 D_2 r_c \frac{dc_2(r_c)}{dr}. \quad (13)$$

Для получения полной системы алгебраических уравнений необходимо добавить два уравнения, связывающие $c_2(r_c)$ и $\frac{dc_2(r_c)}{dr}$ с другими неизвестными.

Рассмотрим асимптотику решения уравнения (6) в окрестности поясков Каспари. Учитывая сильное изменение концентрации в симпласте в этой области, можно пренебречь конвективным потоком растворенных веществ по сравнению с диффузионным. Чтобы проанализировать поведение решения в окрестности пограничных слоев слева и справа от $r = r_c$, выполним преобразование растяжения соответствующих областей. Введем в каждой из них мелкомасштабную внутреннюю переменную $\xi^\pm = \frac{r - r_c}{\varepsilon^\pm}$, где $\varepsilon^\pm = \frac{1}{r_1} \sqrt{\frac{\rho_2 D_2}{\lambda^\pm}}$ – малые параметры. Знаки + и – указывают на то, что слева и справа от поясков Каспари используются различные новые переменные, а пограничные слои имеют разную толщину. Переходя к новой переменной, получим в пограничных слоях уравнение вида (знаки + и – для простоты опущены)

$$r_1^2 \left(\frac{d^2 c_2}{d\xi^2} + \frac{\varepsilon}{r_c + \varepsilon \xi} \frac{dc_2}{d\xi} \right) - c_2 + c_1 + \frac{k}{\lambda} = 0.$$

В первом приближении по малому параметру распределение концентрации в окрестности точки $r = r_c$ слева и справа имеет соответственно следующий вид:

$$c_2 = c_x + \frac{k^-}{\lambda^-} + A^- \cdot e^{\frac{\xi^-}{\eta_1}} + B^- \cdot e^{-\frac{\xi^-}{\eta_1}},$$

$$c_2 = c_0 + \frac{k^+}{\lambda^+} + A^+ \cdot e^{\frac{\xi^+}{\eta_1}} + B^+ \cdot e^{-\frac{\xi^+}{\eta_1}}.$$

Выполним сращивание решений в пограничных слоях с внешним решением. Будем использовать следующие условия сращивания [3]: $\lim_{\xi^- \rightarrow -\infty} c_2 = c_2^-$ и $\lim_{\xi^+ \rightarrow +\infty} c_2 = c_2^+$.

Из этих условий получим, что $A^+ = B^- = 0$, $c_x + \frac{k^-}{\lambda^-} = c_2^-$, $c_0 + \frac{k^+}{\lambda^+} = c_2^+$. Для определения оставшихся постоянных интегрирования A^- и B^+ будем использовать условия непрерывности концентрации c_2 и диффузионного потока при $r = r_c$:

$$c_x + \frac{k^-}{\lambda^-} + A^- = c_0 + \frac{k^+}{\lambda^+} + A^+, \quad A^- \sqrt{\frac{\lambda^-}{\rho_2 D_2}} = -B^+ \sqrt{\frac{\lambda^+}{\rho_2 D_2}}.$$

Отсюда следует

$$A^- = \frac{c_0 - c_x + \frac{k^+}{\lambda^+} - \frac{k^-}{\lambda^-}}{1 + \sqrt{\frac{\lambda^-}{\lambda^+}}}, \quad B^+ = -\frac{c_0 - c_x + \frac{k^+}{\lambda^+} - \frac{k^-}{\lambda^-}}{1 + \sqrt{\frac{\lambda^+}{\lambda^-}}}.$$

Теперь можно получить

$$c_2(r_c) = c_x + \frac{k^-}{\lambda^-} + \frac{c_0 - c_x + \frac{k^+}{\lambda^+} - \frac{k^-}{\lambda^-}}{1 + \sqrt{\frac{\lambda^-}{\lambda^+}}},$$

$$\frac{dc_2(r_c)}{dr} = \frac{\sqrt{\frac{\lambda^-}{\lambda^+}}}{1 + \sqrt{\frac{\lambda^-}{\lambda^+}}} \left(c_0 - c_x + \frac{k^+}{\lambda^+} - \frac{k^-}{\lambda^-} \right).$$
(14)

Уравнения (8)–(14) образуют полную систему уравнений для нахождения неизвестных u_1^\pm , u_2^\pm , p_2^\pm , p_2^* , p_2^{**} , p_1^* , p_1^{**} , c_2^\pm , c_x , $c_2(r_c)$ и $\frac{dc_2(r_c)}{dr}$.

РАСЧЕТЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ

В данном разделе в результате решения полученной системы уравнений будут найдены приближенные формулы, описывающие зависимость скорости течения от разности гидростатических давлений между окружающей средой и сосудами ксилемы, а также концентрации веществ в сосудах ксилемы от скорости потока на срезе корня.

Складывая четвертое уравнение (8) с третьим уравнением (9) и вычитая из этой суммы второе уравнение (8) и четвертое уравнение (9), получим равенство $\frac{u_2^+}{\beta_2} = \frac{u_1^+}{\beta_1}$.

Выполняя аналогичные действия с третьим уравнением (8), первым уравнением (9), первым уравнением (8) и вторым уравнением (9), получим равенство $\frac{u_2^-}{\beta_2} = \frac{u_1^-}{\beta_1}$.

Учитывая полученные равенства и уравнение (12), находим, что $u_1^- = u_1^+$ и $u_2^- = u_2^+$. В дальнейшем при этих величинах будем опускать верхние индексы.

Введем обозначение $u = \frac{\rho_1}{\rho} u_1 + \frac{\rho_2}{\rho} u_2$, где $\rho = \rho_1 + \rho_2$. Тогда имеем выражения

$$u_1 = \frac{\beta_1 \rho}{\rho_1 \beta_1 + \rho_2 \beta_2} u \quad \text{и} \quad u_2 = \frac{\beta_2 \rho}{\rho_1 \beta_1 + \rho_2 \beta_2} u.$$

Складывая третье уравнение (8), четвертое уравнение (8), первое уравнение (9) и уравнение (11), а затем вычитая из этой суммы четвертое уравнение (9), получаем

$$p_0 - p_x = \frac{1}{\beta_2} \left(\ln \left(\frac{r_1}{r_c} \right) u_2^+ + \ln \left(\frac{r_c}{r_0} \right) u_2^- \right) + (\zeta - 1) RT (c_2^+ - c_2^-) + RT (c_0 - c_x).$$

С учетом последних результатов это равенство можно переписать следующим образом:

$$p_0 - p_x = \frac{\ln(r_1/r_0) \rho}{\rho_1 \beta_1 + \rho_2 \beta_2} u + (\zeta - 1) RT (c_2^+ - c_2^-) + RT (c_0 - c_x).$$
(15)

Подставляя (14) в уравнение (13), найдем концентрацию низкомолекулярного компонента в сосудах ксилемы

$$c_x = \frac{u(1-\zeta) \left(c_0 + \frac{k^+}{\lambda^+} + \frac{k^-}{\lambda^-} \sqrt{\frac{\lambda^-}{\lambda^+}} \right) + r_c \frac{\sqrt{\rho_2 \lambda^- D_2}}{\rho} \left(c_0 + \frac{k^+}{\lambda^+} - \frac{k^-}{\lambda^-} \right)}{u \left(1 + \zeta \sqrt{\frac{\lambda^-}{\lambda^+}} \right) + r_c \frac{\sqrt{\rho_2 \lambda^- D_2}}{\rho}}. \quad (16)$$

Величину $c_2^+ - c_2^-$ определим из уравнений (10):

$$c_2^+ - c_2^- = c_0 - c_x + \frac{k^+}{\lambda^+} - \frac{k^-}{\lambda^-}. \quad (17)$$

Алгебраические соотношения (15)–(17) дают интересные нас зависимости концентрации в ксилеме c_x и разности давлений между окружающей средой и ксилемой $\Delta p = p_0 - p_x$ от скорости u и, следовательно, от скорости вытекания жидкости через срез корня $J = 2uL/r_1^2$, где L – длина корня.

Численное решение и приближенные решения, полученные на основе двух компартментальных моделей (представленной соотношениями (15)–(17) и модели, сформулированной в работе [1]), сравнивались при одних и тех же значениях параметров. Результаты сравнения приведены на рис. 2 и 3. Видно, что полученные в настоящей работе соотношения с большей точностью совпадают с численным решением.

В частности, наклон асимптоты, к которой приближается график зависимости потока от разности гидростатических давлений на рис. 2, полученный с помощью компартментальной модели [1], заметно отличается от наклона асимптоты функции, полученной из точного решения, тогда как в модели, представленной в настоящей работе, такого отклонения не наблюдается. Указанное расхождение может привести к значительным ошибкам в определении гидравлической проводимости корней. Источник ошибки – в неучете присутствия пограничных слоев. Сравнение с экспериментом было выполнено для численного решения ранее [10] и здесь не проводится.

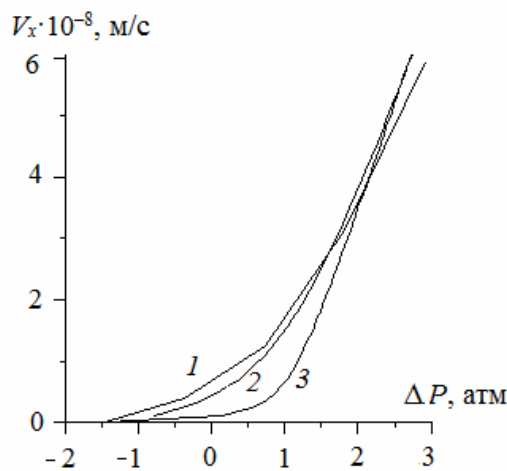


Рис. 2. Зависимость скорости потока на срезе корня от разности гидростатических давлений между окружающей средой и ксилемой: 1 – расчет на основе континуальной модели; 2 – расчет на основе предлагаемой модели; 3 – расчет на основе компартментальной модели [1]

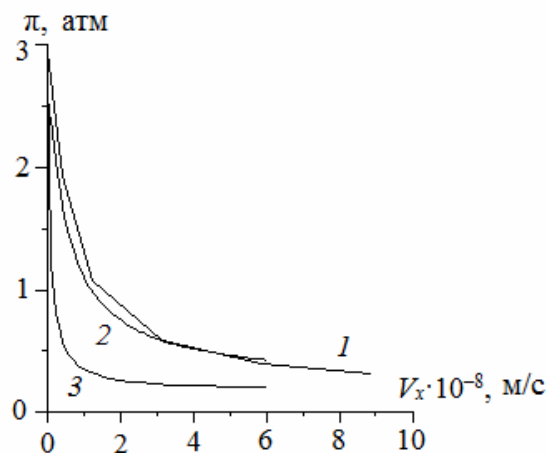


Рис. 3. Зависимость осмотического давления в ксилеме от скорости потока на срезе корня: 1 – расчет на основе континуальной модели; 2 – расчет на основе предлагаемой модели; 3 – расчет на основе компартментальной модели [1]

Предлагаемый метод получения конечных соотношений, структурно сходных с традиционными компартментальными моделями, имеет по сравнению с последними существенное преимущество: он позволяет учитывать особенности анатомического строения корня и неоднородность распределения величин по сечению. Это дает возможность получать простые приближенные зависимости, совпадающие с достаточной точностью с численным решением. Использование таких зависимостей оказывается значительно проще использования распределенных моделей или применения асимптотических методов. В рамках предлагаемого подхода модель может быть в случае необходимости модифицирована с учетом дополнительных возможных механизмов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. Логвенков С.А., Штейн А.А. Влияние проницаемости поясков Каспари для воды и растворенных веществ на величину корневого давления. Математическое моделирование // Российский журнал биомеханики. – 2013 (статья в настоящем выпуске).
3. Найфэ А. Введение в методы возмущений. – М.: Мир, 1984. – 535 с.
4. Юдина Е.Н. Асимптотическое исследование транспортных процессов в корне растения // Российский журнал биомеханики. – 2012. – Т. 16, № 2. – С. 59–67.
5. Dalton F.N., Raats P.A.C., Gardner W.R. Simultaneous uptake of water and solutes by plant roots // Agronomy Journal. – 1975. – Vol. 67. – P. 334–339.
6. Fiscus E.L. Determination of hydraulic and osmotic properties of soybean root system // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 59. – P. 1013–1020.
7. Ginsburg H. Model for iso-osmotic water flow in plant roots // Journal of Theoretical Biology. – 1971. – Vol. 32. – P. 147–158.
8. Miller D.M. Studies of root function in *Zea mays*. IV. Effects of applied pressure on the hydraulic conductivity and volume flow through excised root // Plant Physiology. – 1985. – Vol. 77. – P. 168–174.
9. Murphy R. Some compartmental models of the root: Steady-state behavior // Journal of Theoretical Biology. – 2000. – Vol. 207. – P. 557–576.
10. 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.

COMPARTMENT MODELLING OF TRANSPORT PROSESSES IN THE PLANT ROOT WITH ACCOUNT FOR THE PRESENCE OF BOUNDARY LAYERS

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

Basing on the information about the structure of the solution and asymptotic estimates in the problem of steady flow across the root, a system of algebraic relations similar to the commonly used compartment models is obtained. As compared with these, the method proposed has an important advantage making it possible to take into account the characteristic features of the anatomical structure of the root and the non-uniformity of the parameter distribution over its cross-section. This enables us to formulate simple finite relationships fitting with sufficient accuracy with the numerical solution obtained within the framework of the continuum model. The application of the approach proposed to solving specific problems is simpler than both the numerical solution based on the continuum model and the solution obtained by asymptotic methods.

Key words: water absorption by plants, root plants, multiphase media, cellular systems, transport processes, cell membranes, compartmental models.

Получено 8 октября 2013